Biblioteka P. A. N.
20
S. 31.
PAŃSTWOWE MUZEUM ZOOLOGICZNE BIBLIOTEKA Nr S.15718

Regeneracya pokrywy skrzelowej i pletw u ryb kostnoskieletowych. — Zur Regeneration des Kiemendeckels und der Flossen der Teleostier.

Mémoire

de Mlle **C. BEIGEL,**

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 4 Juillet 1910.

(Planches XXV et XXVI).

INSTYTUT BIOLOGII DOŚWIADCZALNEJ P.A.N. BIBLIOTEKA

I. Regeneration des Kiemendeckels.

Die Regenerationsfähigkeit des Kiemendeckels der Knochenfische wurde bereits von Morill (11, 1906) bei *Fundulus heteroclitus* untersucht, jedoch mit negativem Resultate. Das knöcherne Operculum regenerierte nicht, nur die Kiemendeckelmembran breitete sich über die Wundränder aus und verschloß die Wundöffnung.

Auf Anregung meines Lehrers, des Herrn Professors Dr. Józef Nusbaum, dem ich hier für sein liebenswürdiges Entgegenkommen bei meiner Arbeit und das warme Interesse meinen innigsten Dank ausspreche, unternahm ich die Nachprüfung der Resultate Morill's.

Ich entfernte Teile des Kiemendeckels samt der Kiemendeckelmembran bei sehr jungen, 3—5 cm langen Exemplaren von *Salmo fario*, etwas größeren, 5—8 cm langen von *Tinca vulgaris* und *Cyprinus carpio*, als auch bei bedeutend älteren, obgleich nicht größeren Individuen von *Amiurus nebulosus*. Die Zahl der operierten Fische belief sich auf ungefähr 100 Exemplare.

Bei allen hier genannten Arten der Knochenfische trat vollkommene Regeneration ein. Die zurückgebliebenen Teile der Operculärknochen vervollständigten sich zu ganzen Knochenplatten; es regenerierte ebenfalls die Kiemendeckelmembran mit den in ihr eingelagerten knöchernen Kiemenhautstrahlen.

Die zur Regeneration des Kiemendeckels nötige Dauer war bei den jungen, kaum 6—7 Monate zählenden Exemplaren von *Salmo f.*

W/3.
Spl do
S. 14.050
23.3.50 MP
rcin.org.pl

die kürzeste: sie betrug hier 4—5 Monate, bei *Tinca vulg.* und *Cyprinus carpio* 6—7 Monate, am längsten aber dauerte die Regeneration des Kiemendeckels bei *Amiurus neb.* Erst nach 7—9 Monaten waren die entfernten Teile hergestellt, es kam aber beim Zwergwels bei sehr tiefgreifender Operation auch unvollkommene Regeneration vor.

Die Schnittführung und Größe der entfernten Teile waren verschieden und durch die besonderen, den untersuchten Arten von Knochenfischen eigenen, morphologischen Verhältnisse bedingt. — Bei *Salmo f.*. *Tinca vulg.* und *Cyprinus carpio* wurde gewöhnlich ein einziger Vertikalschnitt angelegt, wodurch, wie es das Schema in Fig. 1 (1—1) zeigt, — das den Kiemendeckel von *Salmo f.* abbildet, — Teile des Operculare und Suboperculare samt Kiemenhaut entfernt wurden. Eine so einfache Schnittführung war aus diesem Grunde möglich, weil bei diesen Fischen der freie Rand des Kiemendeckels groß ist; er bildet bei *Salmo f.* sogar einen dreieckigen Vorsprung, die Kiemenhaut ist hier schmal und gewährt leichten Zutritt zur Kiemenhöhle. Erst in der ventralen Verlängerung der Branchiostegalmembran befinden sich kurze und ziemlich dünne Branchiostegalstrahlen. — Da bei *Tinca v.* und *Cyprinus carpio* der äußere Rand des Kiemendeckels rund und auch von der vorderen. mehr ventralen Seite frei ist, wurden hier auch Schrägschnitte angelegt, wie es auf dem Schema Fig. 1 (2—2) zu sehen ist. Durch einen in schräger Richtung verlaufenden Schnitt wurden oft Teile sämtlicher Opercularknochen entfernt. — Bei *Amiurus neb.* war die Schnittrichtung eine andere. Im Zusammenhange mit dem bei den Siluroiden sehr breiten, niedergedrückten Kopfe, erfährt auch der Kiemendeckel eine Änderung. Er ist hier verhältnismäßig klein, das Suboperculare fehlt gänzlich, der äußere Rand des Operculare ist konkav, und dieses stößt ventralwärts an das mächtige, zinkenförmige Interoperculare. Dagegen finden wir bei *Amiurus neb.* die Branchiostegalmembran sehr stark entwickelt; in ihrem basalen, d. i. den Opercularknochen nächst liegenden Teile sind die Branchiostegalstrahlen des Hyoidbogens eingelagert; diese sind sehr dick und ziehen sich in ventro-dorsaler Richtung fast bis zum obersten, dorsalen Ende der Membran, der sie als kräftige Stütze dienen.

Infolge der geschilderten Verhältnisse ist es schwer, nur durch einen Schnitt einen größeren Teil des knöchernen Operculum zu

rcin.org.pl

entfernen. Es wurden also 2 oder 3 Schnitte geführt, wie es das Schema in Fig. 2, das den Kiemendeckel samt Kiemenhautstrahlen bei *Amiurus neb.* abbildet, in den Schnittrichtungen (1—1) oder (2—2) veranschaulicht. — Auch bei so eingreifender Operation, bei der die ganze Kiemengegend frei zu sehen war, waren die zusammen mit Branchiostegalstrahlen entfernten Knochenstücke nicht viel größer, als die durch einen Schnitt abgetrennten Operculartеile bei *Salmo f.* oder *Tinca vulg.* Bei einigen jungen Exemplaren von *Salmo f.* und *Cyprinus carpio* wurde, nachdem sie den entfernten Teil des Operculum regeneriert hatten, derselbe wieder abgeschnitten, unter Zurücklassung eines sehr kleinen Restes des Kiemendeckels. Da die Kiemen jetzt fast ganz des Deckels entbehrten und deshalb verschiedenen Schäden ausgesetzt waren, gingen die Fische gewöhnlich nach einigen Monaten ein, aber auch in diesen Fällen waren stets Spuren von beginnender Regeneration zu bemerken.

Bei dieser Schilderung des Kiemendeckels will ich noch weiter hervorheben, daß die Opercularknochen bei *Salmo f.* zur Zeit der Operation sehr dünne, im Wachsen begriffene Knochenplatten darstellten; die Opercularknochen bei *Tinca vulg.*, *Cyprinus carpio* und *Amiurus neb.* waren bedeutend dicker, sie enthielten Kanäle und Knochenzellen, letztere in sehr großer Menge bei *Cyprinus carpio.* Sämtliche Opercularknochen sind von beiden Seiten mit einem dünnen Periost bedeckt. Die den knöchernen Deckel von der Außen- und Innenseite bedeckende Haut bildet eine den Kiemendeckel umsäumende Falte, d. i. die Branchiostegalmembran. Das Epithel der Hautdecke ist mehrschichtig und enthält die typischen Drüsen, als auch Hautsinnesorgane der Seitenlinie. Die Cutis zieht sich vom Kiemendeckel weiter in die Branchiostegalmembran, wo sie in das Innere derselben Fibrillenbündel aussendet, zwischen welchen die Muskelfaserbündel der Branchiostegalmembran liegen. Bei *Tinca vulg.*, *Cyprinus carpio* und *Amiurus neb.* waren zur Zeit der Operation die Muskeln der Membran schon in typischer Weise entwikkelt; der inneren Membranwand anliegend, verliefen sie vom basalen bis zum äußersten Rande in einer diesem Rande und dem Laufe der Branchiostegalstrahlen parallelen Richtung. Den übrigen inneren Raum der Membran füllt ein gallertiges, mit sehr dünnen elastischen und kurzen, dicken, leimgebenden Bindegewebsfasern ausgestattetes Gewebe aus. Bei *Salmo f.* wies die Branchiostegalmembran zur Zeit der Operation kein endgültiges Entwickelungs-

rcin.org.pl

stadium auf, es waren darin weder Muskeln noch das gallertartige Gewebe vorhanden, sie war bloß mit unregelmäßigen Mesenchymzellen ausgefüllt, die Cutis war noch sehr dünn, und da auch die Opercularknochen im Wachsen begriffen waren, begünstigten diese primitiven Verhältnisse zweifellos den schnelleren Verlauf der Regeneration bei *Salmo f.*

Betreffs der besonders bei *Amiurus neb.* mächtig entwickelten Branchiostegalstrahlen ist zu bemerken, daß sie von einer Rinde kompakter Knochensubstanz umgeben sind, der axiale Teil derselben dagegen oft sehr spongiös ist, viele Zellen enthält und sich schwächer als die äußere Knochenrinde färbt. An manchen Stellen haben die axialen Radienteile den Anschein nicht total verknöcherten Knorpels, was auf die Herkunft der Branchiostegalstrahlen als Ersatzknochen hinweist. Unter den in dorsaler Richtung immer dünner werdenden Kiemenhautstrahlen erscheinen auch größere Knorpelmassen, die im gallertigen Bindegewebe der Membran eingebettet, sich in der Richtung der Kiemenhautstrahlen ziehen.

Der Regenerationsprozeß des Kiemendeckels vollzog sich folgendermaßen:

Einige Tage nach der Operation war bei *Salmo f.* die Bedekkung der Wunde mit einem mehrschichtigen Epithel zu konstatieren. Indem diese Epithelzellen sich energisch vermehrten, bildete sich eine epitheliale Falte, in der sich bald auch junges Mesenchymgewebe vorfand; dieses proliferierte aus dem lockeren Bindegewebe, welches sich zwischen den zurückgebliebenen Opercularknochen in reichlicher Masse vorfand, in die Epithelfalte. Die erwähnte Falte war lange Zeit ganz pigmentlos und hob sich deutlich von dem dunkelpigmentierten übrigen Teile des Kiemendeckels ab. Wie ich mich auf Schnitten überzeugen konnte, begann bei *Salmo f.* oft schon in der fünften Regenerationswoche sich ein neuer Knochen zu bilden.

In Fig. 39 ist ein in naso-kaudaler Richtung verlaufender Querschnitt durch einen in der sechsten Regenerationswoche sich befindenden Kiemendeckel von *Salmo f.* abgebildet. Es wurden in diesem Falle Teile des Operculare und des teilweise unter ihm liegenden Suboperculare entfernt. Wir sehen nun schon in diesem frühen Stadium eine regenerierte Branchiostegalmembran, die mit lockerem Mesenchym ausgefüllt ist. Das Epithel besitzt schon Schleimdrüsen, nur ist die Cutis, die in direkter Kontinuität mit

rcin.org.pl

der alten steht, sehr zart und bildet noch eine homogene Lamelle. Die Regeneration der Operculärknochen hat schon begonnen. Wir sehen, daß die Zellen des die zurückgebliebenen Knochenteile von beiden Seiten bedeckenden Periosts sich energisch vermehren und als dichte Zellenschichten in das die Membran ausfüllende Mesenchym vordringen. Zwischen den zwei Schichten dieser aus dem alten Periost stammenden Osteoblasten befindet sich ein neuer Knochen (Fig. 39, reg. Opk.), der die unmittelbare Fortsetzung des alten bildet. Die junge Knochensubstanz bildet eine dünne Lamelle, deren Richtung mehr der Außenseite des Kiemendeckels zugekehrt ist, was vielleicht durch die sich sehr energisch vermehrenden Mesenchymzellen verursacht wird, indem dieselben den zarten Knochenstreifen verdrängen. Im späteren Regenerationsstadium, wenn der Knochen an Dicke zunimmt, wird auch seine Richtung eine normale, und nur an der Schnittebene bleibt der Übergang zwischen altem und regeneriertem Knochen durch lange Zeit sichtbar. Die Osteoblasten sind große, rundliche oder ovale Zellen mit chromatinreichen Kernen; sie liegen dem regenerierenden Knochen in einer oder zwei Schichten an und bilden an dessen distalem Knochenende einen kleinen Haufen.

Die Operculärknochen regenerieren bei allen hier untersuchten Arten von Knochenfischen auf die eben beschriebene Weise. Sie entstehen also in unmittelbarer Kontinuität mit dem alten Knochen, ausschließlich aus den sich vermehrenden Zellen des alten Periosts, in proximal-distaler Richtung.

Bei *Cyprinus carpio* und *Tinca vulg.* hatte die Regeneration denselben Verlauf, nur dauerte sie hier länger. In Fig. 40 ist ein Querschnitt in naso-kaudaler Richtung aus einem schon 6 Monate lang regenerierenden Kiemendeckel bei *Cyprinus carpio* abgebildet. Hier sind Teile aller Operculärknochen entfernt worden. Es ist da eine vollständige Regeneration eingetreten, da sämtliche Operculärknochen restituiert sind, und wir sehen auch eine neue Branchiostegalmembran mit regenerierten Muskeln, die eine den normalen vollkommen analoge Lage haben. Indessen ist es leicht, in der ganzen Schnittserie den Übergang des alten Teiles in den regenerierten zu verfolgen, da nämlich der junge Knochen einen etwas welligen Verlauf hat, sich schwächer färbt als der alte Teil, und da an der Stelle, wo der Schnitt angelegt worden ist, Zacken oder schmale Spalträume zwischen dem alten und dem neuen Kno-

rcin.org.pl

chen genau zu sehen sind; auch auf dem in Fig. 40 abgebildeten Querschnitte, besonders auf dem Sub- und Interoperculare treten sie deutlich hervor. Die regenerierten Knochen sind mit einer Osteoblastenschicht von allen Seiten bedeckt. Im Epithel befinden sich nebst den regenerierten Schleim- und serösen Drüsen auch Hautsinnesorgane, die in den tieferen Epithelschichten als kleine, runde Knospen, und der Oberfläche näher in schon normaler Größe zu sehen sind.

Bei *Amiurus neb.* wurden, wie bereits erwähnt wurde, 2 oder 3 Schnitte angelegt. An jeder Wundfläche trat Regeneration ein, so daß sich die Hautfalte von allen Wundrändern aus bildete. Dann erfolgte die Regeneration der Opercularknochen, wie bei den andern Teleostiern, nur nahm der Prozeß hier noch längere Zeit in Anspruch.

Die Regeneration der knöchernen Branchiostegalstrahlen erfolgte aus der periostalen, dicken Bindegewebsschicht, welche die Radii branchiostegi umhüllt. Die stark wuchernden Bindegewebszellen haben ein fast homogenes Plasma und große, ovale Kerne. die sich bedeutend schwächer tingieren als die Osteoblastenkerne der regenerierenden Opercularknochen. Zwischen den Zellen sind sehr zahlreiche, in verschiedenen Richtungen verlaufende Bindegewebsfasern vorhanden. In diese Zell- und Fasermasse eingebettet, liegen die regenerierenden Branchiostegalstrahlen, aus unregelmäßigen, miteinander durch Bindegewebsfasern verbundenen Trabekeln bestehend. Die Endungen dieser Trabekeln sind von zahlreichen Osteoblasten umgeben, zwischen welchen sich dicke, leimgebende Fasern befinden, die unmittelbar in die knöchernen Trabekeln übergehen.

Die Durchmusterung ganzer Schnittserien, die aus den in verschiedenen Regenerationsstadien konservierten Kiemendeckeln stammten, überzeugte mich, daß bei der Regeneration der Branchiostegalstrahlen ein Knorpelgewebe überhaupt nicht vorkommt, auch nicht im distalen, jüngsten Strahlenende, wo in normalen Verhältnissen sich ganze Massen von Knorpelgewebe befinden. Die Branchiostegalstrahlen regenerieren also aus einer aus Zellen und Bingewebesfasern bestehenden Matrix.

Bei *Amiurus neb.* war sogar im neunten Regenerationsmonate die Lage der regenerierten Muskeln in der Branchiostegalmembran keine normale. Anstatt der inneren, der Kiemenhöhle zugekehrten Membranwand anzuliegen, haben die neuen Muskeln einen mehr

rcin.org.pl

medialen Verlauf, sie liegen in dem regenerierten gallertigen Bindegewebe eingebettet und füllen den zentralen Teil der Membran aus. Dieser Umstand mag seine Ursache darin haben, daß zur Zeit, wo die regenerierenden Muskelfasern in die Membran vordrangen, der innere Raum der Branchiostegalmembran mit regeneriertem Bindegewebe schon ausgefüllt war; die jungen, vorwärtsdringenden Muskelfasern konnten also nur der Richtung des geringsten gewebigen Widerstandes folgen. Da ich meistens sehr späte Regenerationsstadien untersuchte, war ich nicht in der Lage, den Regenerationsprozeß der Muskelfasern zu beobachten, indem ich überall schon jungen Fibrillenbündeln mit vielen Kernen begegnete.

In einigen Fällen kam bei den schon älteren Exemplaren von *Amiurus neb.* unvollkommene Regeneration vor. Es waren nämlich sehr große Wunden gesetzt worden. Trotzdem regenerierte auch in diesen Fällen das knöcherne Operculare, es fehlten jedoch Teile des Interoperculare, an dessen Stelle sich eine Knorpelwucherung einstellte. Die Knorpelmasse war von den anderen Knochenteilen durch einen dicken Muskel getrennt. Dieser Muskel und Knorpel vervollständigten den Kiemendeckel, indem sie mit Hilfe der regenerierten Branchiostegalstrahlen seine Stütze bildeten.

II. Regeneration der paarigen und der unpaaren Flosssen der Teleostier.

1. Regeneration der Schwanzflosse.

Anläßlich der Untersuchungen über das Regenerationsvermögen des Operculum operierte ich bei *Salmo f.*, *Tinca vulg.*, *Cyprinus carpio*, *Cobitis taenia* und *Amiurus neb.* die paarigen, als auch die unpaaren Flossen, mit besonderer Beachtung der Regenerationsfähigkeit der einzelnen Flossen bei verschiedenen Arten der Teleostier, wie auch der Form und Lage des Regenerats, der Schnelligkeit des Regenerationsprozesses, sowie auch endlich der Einzelheiten des histologischen Geschehens.

Infolge der langen Untersuchungsdauer und des reichlichen Materials, welches mir zur Verfügung stand, kann ich außer der Feststellung, daß alle Flossen dieser Teleostierarten regenerationsfähig sind, auch manche Ergänzungen zu dem von Nusbaum und Sidoriak (5, 1900), Morgan (6, 1900; 8, 1902; 13, 1906), Suworow (10, 1904), Bogacki (12, 1906) und anderen Autoren

PAŃSTWOWE MUZEUM ZOOLOGICZNE BIBLIOTEKA

rcin.org.pl

geschilderten Regenerationsprozesse hinzufügen. Während Nusbaum und Sidoriak gegen die bisherige Meinung feststellten, daß den Fischen ein weitgehendes Regenerationsvermögen zukommt, und daß sie im Dottersackstadium sehr große Körperverluste auszugleichen imstande sind, beschäftigte sich Morgan mit der Regeneration der Flossen, und zwar mit der Lage, Größe und Form des Regenerats, als auch mit der Wachstumsgeschwindigkeit je nach der Richtung des angelegten Schnittes. Morgan operierte die Schwanzflosse durch die verschiedenartigsten Schnitte und Schnittkombinationen und kam auf Grund seiner sehr zahlreichen Experimente zu wichtigen Schlüssen. Besonders beschäftigte ihn das interessante Problem der Regeneration aus einer schrägen Schnittfläche, bei welcher er die Wirkung eines inneren formativen Faktors nachweist.

Ich wiederholte sämtliche Experimente Morgan's an der schwach gerundeten Schwanzflosse von *Amiurus neb.* und *Tinca vulg.*, von *Cobitis taenia*, wo sie eine runde Form hat, und an den Gabelschwänzen von *Cyprinus carpio* und *Salmo fario*.

Da die meisten Resultate im Einklange mit den Morgan'schen Experimenten stehen, will ich hier nur diejenigen anführen, die gewissermaßen ein anderes Verhalten des Regenerats zeigen. Da solche abweichende Fälle besonders bei der Regeneration aus einer schrägen Schnittfläche vorkamen, müssen wir auf die Ausführungen Morgan's über diesen Gegenstand näher eingehen.

Im folgenden zitiere ich die wichtigsten Erörterungen Morgan's wörtlich:

„Wenn der Schwanz von *Fundulus* schräg abgeschnitten wird, so bildet sich in wenigen Tagen längs der Schnittenden neues Material. In der ersten Zeit erscheint es längs des ganzen Schnittes in annähernd gleicher Menge. Wenn nun das neue Gewebe nach und nach an Größe zunimmt, so wächst es stärker an denjenigen Teilen des Schnittes, die der Basis näher liegen. Und dieses stärkere Wachstum dauert an der unteren Schwanzseite solange an, bis die abgerundete Form des Schwanzes fertig ist. Legen wir den Schnitt nun so, daß derjenige Teil, der näher der Basis des Schwanzes liegt, sich an der Oberseite befindet, so ist das Resultat prinzipiell dasselbe. Der obere Teil des neuen Materials wächst rascher als irgend ein anderer Teil. Wenn wir zwei schiefe Schnitte an demselben Schwanz anbringen, so wächst das neue Material in jedem Falle an den Teilen desjenigen Schnittendes, welches der Basis näher liegt, am schnellsten. Man könnte diese Resultate ja auf die bessere Ernährung derjenigen Gewebe, die der Basis des Schwanzes näher liegen, zurückführen. Aber man kann ohne Schwierigkeit zeigen, daß der Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit an den verschie-

rcin.org.pl

denen Stellen des Schnittendes nicht auf diesen Faktor zurückgeführt werden kann. Wenn man z. B. den Schwanz eines Fisches ganz nahe am distalen Ende abschneidet, wie es Fig. 5 (1—1) zeigt, in einem zweiten Falle ganz nahe der Basis, Fig. 5 (2—2), und bei einem dritten Fisch einen Schrägschnitt anlegt, der so verläuft, daß sein oberes Ende von der Schwanzspitze so weit entfernt ist wie der Schnitt (1—1) und sein unteres so weit wie der Schnitt (2—2), so finden wir, daß die Wachstumsgeschwindigkeit an der ersten, basal gelegenen Schnittfläche, weit größer ist, als die an der zweiten mehr distal liegenden, und daß das Wachstum an den unteren Partien der schrägen Schnittfläche zwar genau so rasch erfolgt wie im ersten Falle, in den oberen Partien aber weit langsamer wie im zweiten Falle. Mit anderen Worten: Das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit, die überhaupt für den ganzen Querschnitt erreicht werden kann, kommt nur an seinem unteren Ende zur Geltung, und das Wachstum des Restes des Regenerats wird gehemmt. Noch durch ein anderes Experiment kann ein ähnliches Resultat erreicht werden. Wenn der Gabelschwanz eines jungen *Stenopus chrysops* durch einen Querschnitt abgeschnitten wird, so finden wir, daß zunächst längs des gesamten Schnittendes neues Material in gleicher Menge produziert wird. Bald beginnt das Regenerat an den zwei Spitzen, der oberen und der unteren, rascher zu wachsen, so daß der charakteristische Schwalbenschwanz schon in einem sehr frühen Stadium zur Ausbildung kommt, und zwar lange, ehe das Regenerat die Höhe der Kerbe des alten Schwanzes erreicht hat. Schneidet man den Schwanz eines anderen Individuums durch einen Schrägschnitt ab, so finden wir, daß an den zwei Enden des neuen Schwanzes das Wachstum rascher vor sich geht, daß aber von diesen beiden wiederum das untere rascher wächst als das obere. Diese Resultate zeigen ganz klar, daß in irgend einer Weise das Wachstum des Regenerats durch das Bestreben, die typische Form zu erreichen, beeinflußt wird. Das rascheste Wachstum findet an den Stellen statt, an welchen die beiden Lappen des Schwanzes sich entwickeln sollen, mit anderen Worten: Wenn auch die physiologischen Bedingungen die Maximalgeschwindigkeit des Wachstums längs des ganzen Schnittendes gestatten würden, so wird diese Maximalgeschwindigkeit nur an den Stellen erreicht, an denen sie einsetzen muß, um die charakteristische Form des neuen Schwanzes hervorzubringen. An allen anderen Stellen wird das Wachstum gehemmt. Dieselbe Erklärung gilt auch für das raschere Wachstum an denjenigen Teilen eines schräg abgeschnittenen Schwanzes, welche der Basis am nächsten liegen, denn nur auf diese Art und Weise erreicht der Schwanz möglichst bald seine typische Form wieder“ [1]).

In seinen im Jahre 1906 weiter geführten Untersuchungen findet Morgan eine vollkommene Bestätigung der früheren Experimente. Auch hier fand er, daß der Wachstumsbetrag an dem distalen Ende eines Schrägschnittes den dritten, ja sogar den vierten Teil des Wachstumsbetrages an dem proximalen Ende dieses Schnittes ausmachte.

Indem Morgan die Erscheinung der Hemmung des Wachs-

[1]) T. H. Morgan, Regeneration, 1907.

rcin.org.pl

tums theoretisch bespricht und sie durch seine Spannungshypothese aufzuklären versucht, spricht er die Ansicht aus, daß die Hemmung durch die veränderten Druck- und Zugverhältnisse im alten und im neuen Teile verursacht wird. Die Ursache besteht nach Morgan darin, „daß das neugebildete Gewebe im proximalen Teil der Schnittfläche vermöge eines Bildungsreizes dem distalen Teil solange überlegen ist, bis es dasselbe Niveau erreicht hat. Dieser Bildungsreiz entsteht dadurch, daß infolge des Niveau-Unterschiedes die proximale Neubildung einen Zug oder eine Spannung ausübt auf die distale und hier das Wachstum verzögert“ [1]).

Ich wiederholte die Experimente Morgan's, legte an den Schwanzflossen der erwähnten Teleostierarten Schrägschnitte an und kam zu folgenden Resultaten:

1. Nach einer kurzen Zeit (2—3 Wochen) gleichmäßigen Wachstums, während deren der Wachstumsbetrag längs der ganzen Schnittfläche eine annähernd gleiche Breite aufwies, begann ein stärkeres Wachstum in einem oder in zwei Punkten, die der Schwanzbasis näher lagen, und die Flosse erreichte rasch ihre typische Form. Das stärkere Wachstum an gewissen Stellen zeigen Fig. 4, 5, 6 und 7, welche die Schwanzflossen von *Amiurus neb.*, *Cyprinus carpio*, *Salmo f.* und *Cobitis taenia* darstellen. Diese Resultate zeigen also eine vollkommene Bestätigung der Morgan'schen Untersuchungen.

2. Wenn eben solche Schrägschnitte an den Schwanzflossen angebracht wurden, zeigte sich in zahlreichen Fällen, daß der Wachstumsbetrag durch eine sehr lange Zeit (sogar 4—5 Monate) längs der ganzen Schnittfläche ein gleicher war und das Regenerat eine symmetrische Form hatte, daß also das Wachstum hier unabhängig von der Art des Schnittes verlief. Diese Form der Regenerate sehen wir in Fig. 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 und 16, die ebenfalls allen untersuchten Arten der Knochenfische entnommen sind. In Fig. 8 ist die Schwanzflosse von *Amiurus neb.* in der siebenten, in Fig. 9 in der neunten Regenerationswoche abgebildet. Die Regenerate besitzen keine besonderen Merkmale, die auf Regeneration aus der schrägen Schnittfläche zurückzuführen wären, sie gleichen in ihrer Form vollkommen denjenigen, die wir an verti-

[1]) Vergl. D. Barfurth. Regeneration und Involution. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. 1906. B. XVI.

rcin.org.pl

kalen Schnittflächen gewöhnlich sehen. Dieselben Verhältnisse finden wir noch bei *Amiurus neb.* in der vierzehnten (Fig. 10) und sogar in der einundzwanzigsten Regenerationswoche, wie es Fig. 11 zeigt.

Trotzdem in diesem späten Regenerationsstadium der Wachstumsbetrag schon einige Millimeter ausmachte, war näher der Flossenbasis kein stärkeres Wachstum zu bemerken; die Form des Regenerates ist fortwährend eine symmetrische, weil eben keine Hemmung im Wachstum sich geltend macht. In denselben Figuren sehen wir jedoch, daß das Regenerat selbst (ohne den alten Teil) die typische Form des *Amiurus*-Schwanzes aufweist, und zwar die runden Ecken und die leichte Kerbe in der Schwanzmitte. Es hat den Anschein, als ob sich an der Schnittfläche der äußerste Rand der typischen Schwanzflosse entwickelte, wie er ebenso gut auf einer vertikalen Schnittfläche auftreten könnte.

Auch bei *Tinca vulg.*, *Cobitis taenia*, *Cyprinus carpio* und *Salmo f.* waren die letztbeschriebenen Verhältnisse nebst den unter 1) geschilderten zu konstatieren. Fig. 12 zeigt die Schwanzflosse von *Tinca vulg.* in der fünften, und Fig. 13 in der zehnten Regenerationswoche; auch hier ist keine Spur von stärkerem Wachstum an dem proximalen Ende des Schrägschnittes zu sehen. ebensowenig finden wir es in Fig. 14. die eine regenerierende Schwanzflosse von *Cobitis taenia* aus der neunten Regenerationswoche darstellt. oder endlich in Fig. 15 und 16. welche regenerierende Schwanzflossen von *Cyprinus carpio* in der fünften Regenerationswoche abbilden. Zu beachten ist, daß die zwei kleinen Lappen, die bei *Cyprinus carpio* zum Vorschein kamen, von gleicher Größe sind. daß also in allen hier geschilderten Fällen von einer Wachstumshemmung am distalen Schnittende der Schrägschnittfläche keine Rede sein kann.

Regenerate von symmetrischer Form aus Schrägschnittflächen treffen wir auch in späteren Stadien bei *Salmo f.* an, obgleich nicht so oft, wie bei anderen Teleostierarten. In Fig. 17 sehen wir eine aus der zehnten Regenerationswoche stammende Schwanzflosse von *Salmo f.*, bei welcher der mehr von der Basis entfernte Schwanzlappen sogar größer ist als der proximale.

Die Betrachtung der Figuren 8 bis 17 zeigt klar, daß auch die symmetrischen Regenerate die typische Form des äußersten normalen Flossenrandes annehmen, daß also auch hier in einem oder zwei Punkten stärkeres Wachstum einsetzte, welches das Entstehen

rcin.org.pl

der Wölbung bei *Amiurus neb.*, oder der größeren Lappen in den Schwanzflossen von *Cyprinus carpio* zur Folge hatte.

Obwohl sich also auch beim Ausbleiben des stärkeren Wachstums an dem proximalen Schnittende der schrägen Wundfläche ein „innerer formativer Faktor" wirksam zeigt, so unterscheidet sich doch seine Wirkung gar nicht von derjenigen, welche bei der Regeneration aus einer vertikalen Schnittfläche zur Geltung kommt.

Folgende Tabelle gibt die Übersicht, wieviel von je in einer Serie operierten Flossen in einer gewissen Zeit ein symmetrisches

Operierte Teleostierart	Serie	Zahl der operierten Schwanzflossen	Messungszeit des Regenerats (in Wochen)	Zahl der Schwanzflossen	
				die ein Regenerat von symmetrischer Form haben	die ein Regenerat von asymmetrischer Form haben
1. *Amiurus neb.*	I	2	3	—	2
	II	30	4	22	8
	III	8	6	7	1
	IV	9	7	7	2
	V	12	10	8	4
	VI	3	14	2	1
	VII	1	21	1	—
2. *Tinca vulg.*	I	6	4	6	—
	II	3	6	1	2
	III	2	7	2	—
	IV	9	10	6	3
3. *Cyprinus carpio*	I	4	3	1	3
	II	2	4	2	—
	III	2	7	2	—
4. *Cobitis taenia*	I	6	6	3	3
	II	2	8	1	1
	III	2	9	1	1
5. *Salmo fario*	I	10	4	8	2
	II	12	6	3	9
	III	4	8	2	2
	IV	2	15	—	2

rcin.org.pl

Regenerat, wenn auch mit Wahrung der Form des äußeren Flossenrandes zeigten, und wieviel Flossen ein durch stärkeres Wachstum im proximalen Teile asymmetrisches Regenerat zu derselben Zeit besaßen.

Wenn wir nun die Zahl der symmetrischen und der asymmetrischen Regenerate in Verbindung mit der Zeit, in der sie zum Vorschein kommen, betrachten, so finden wir, daß am häufigsten Regenerate von symmetrischer Form bei *Amiurus neb.*, am seltensten bei *Salmo f.* vorkommen und daß immer sich zuerst ein symmetrisches Regenerat bildet, welches schon nach 3 Wochen seine Symmetrie verlieren kann, da es am proximalen Schnittende stärker zu wachsen beginnt, — oder wir sehen, daß das Regenerat fortwährend so wächst, daß es trotz der typischen Form, die es selbst besitzt, dennoch ein symmetrisches Gebilde vorstellt, sogar noch in der einundzwanzigsten Regenerationswoche. In sehr vielen Fällen trat, wenn auch spät (Fig. 18), doch eine Regulierung der Flosse ein, und das Regenerat paßte sich dem zurückgeblienenen Flossenteile an; es traf sich aber oft, daß die Regulierung ausblieb.

Bei *Tinca vulg.* legte ich auch Quer- und Schrägschnitte an, wie sie in Fig. 19, 20 und 21 abgebildet sind. Auch in diesen Fällen war keine Hemmung am distalen Ende des Schrägschnittes zu beobachten, da an beiden Flächen neues Gewebe sich in gleicher Menge bildete. Der äußere Rand des Regenerats zeigt hier ebenfalls die typische Wölbung.

Aus den geschilderten Tatsachen ergibt sich einerseits, daß die Entfernung von der Flossenbasis keinen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit ausübt, und andererseits, daß stärkeres Wachstum am proximalen Ende, resp. eine Hemmung des Wachstums am distalen Ende eines Schrägschnittes sich nicht immer nachweisen läßt. Das Regenerat zeigt oft die Tendenz, zuerst eine Flossenanlage von typischer Form des äußeren, distalen Flossenrandes zu bilden, welche sich der Schnittfläche anlegt, gleichgültig welcher Art diese Schnittfläche auch sein mag, und erst nachher diese Anlage dem zurückgebliebenen Flossenteile zur Herstellung eines typischen Ganzen anzupassen.

In dem „inneren Faktor", der sich nach Morgan bei der Flossenregeneration äußert, können, meinen wir, zwei Wirkungen unterschieden werden, die gleichzeitig oder nacheinander zum Vorschein

rcin.org.pl

kommen können. Die erste Wirkung besteht darin, daß das neue Material infolge ungleichmäßigen Wachstums die typische, der Art eigene Flossenform annimmt, ohne jedoch die Herstellung einer normalen Flosse vollkommen herbeizuführen. Die andere Wirkung dieses Faktors ist eine Hilfswirkung und besteht darin, daß sich die symmetrische Flossenanlage den jeweiligen Operationsbedingungen, also der Art des Schnittes anpaßt, so daß der alte und der neue Teil ein typisches Ganzes bilden. Die Anpassung des Regenerats an den restlichen Teil kommt ebenfalls durch ungleichmäßiges Wachsen zustande. Das Resultat beider Wirkungen ist die normale, typische Flosse, aber während der Anteil der ersten Wirkung sich in einer Weise stets äußert, d. i. in der Bildung des äußeren Flossenrandes, muß die zweite Wirkung sich stets in derjenigen Form erweisen, welche mit Rücksicht auf den angelegten Schnitt zur Regulation des Ganzen erforderlich ist.

Da unsere Beobachtungen uns gezeigt haben, daß eine Flossenanlage von typischer Form sowohl bei jungen als auch bei alten Individuen zustande kam, bei ersteren sogar nach viermal wiederholter Regeneration, dagegen eine vollkommene Regulierung dieses Regenerats und Anpassung an den zurückgeblienenen Teil nicht immer eintrat, so ist daraus zu entnehmen, daß die erste Wirkung des „inneren Faktors“ eine konstantere, tiefer den Organen innewohnende ist als die andere. Wenn mit dem vorgeschrittenen Alter die Regenerationsfähigkeit abnimmt, so geschieht es auf diese Weise, daß zuerst die Fähigkeit zur speziellen Anpassung des Regenerats an die verschiedenen Verletzungsarten verloren geht, während die Fähigkeit, ein Regenerat mit typischem äußeren Flossenrande zu bilden, sich bedeutend längere Zeit erhalten kann. Bei sehr jungen Individuen wirken beide Arten des „inneren Faktors“ gleichzeitig, und das sind die günstigsten Fälle der Regeneration, da wir hier beobachten können, wie das neue Material durch ungleichmäßiges Wachstum die typische Form des Ganzen herstellt. In den meisten Fällen aber, und besonders bei etwas älteren Individuen ist eine nacheinander folgende Wirkung beider hier unterschiedenen Arten des „formativen Faktors“ zu bemerken, oder sogar der ersten ohne die zweite, aber nie der zweiten ohne die erste, weil nämlich auch die typische Form der ganzen Flosse dann in die Erscheinung tritt, wenn das Regenerat dem übrigen Teile angepaßt ist.

rcin.org.pl

Auf diese Weise erkläre ich das häufige Vorkommen symmetrischer Regenerate auch in späteren Regenerationsstadien.

Es sei noch bemerkt, daß, wie Morill (11, 1906) und andere Autoren behaupteten, die Regeneration der Flosse nur in diesem Falle eintritt, wenn hinreichende Strahlenstümpfe zurückgeblieben sind. In Fig. 22 ist die Schwanzflosse von *Amiurus neb.* 6 Monate nach der Operation abgebildet. An der Flossenseite, wo sich keine Strahlen vorfanden, regenerierte auch keine Flosse. Dasselbe sehen wir in Fig. 23. Durch einen Vertikalschnitt wurden hier bei einem sehr jungen Exemplar von *Salmo f.* fast ganz die knöchernen Flossenstrahlen aus der zentralen Flossenpartie entfernt. Es regenerierten nun die Strahlen zu beiden Seiten der Flosse, doch hatten sie, wie wir es in Fig. 23 sehen, einen konvergenten Lauf und bildeten eine Stütze für die weichen, zentralen Flossenteile.

Auf Schnitten von dieser Flosse sah ich, daß auch im zentralen Flossenteil Regeneration der Flossenstrahlen begonnen hat, und zwar aus sehr kurzen, etwa $^1/_4$ Millimeter ausmachenden Strahlenstümpfen.

2. Die Richtung des Regenerats.

Wie bereits Morgan (1900) beobachtet hat, entwickelt sich das neue Material an einer schrägen Schnittfläche nach dem Barfurth'schen Gesetze, d. h. das Regenerat steht mit den sich in demselben entwickelnden Flossenstrahlen senkrecht zur Schnittfläche. Die Richtung der jungen Flossenstrahlen läßt sich leicht beobachten, dank dem Umstande, daß sich das Pigment zuerst zwischen den knöchernen Flossenstrahlen entwickelt, wo es dunkle Streifen bildet. Es ist interessant zu beobachten, daß das Hervortreten des dunkeln Pigmentes nicht bei allen hier untersuchten Arten von Knochenfischen auf gleiche Weise geschieht.

Bei *Amiurus neb.* z. B. kommt das Pigment erst gegen das Ende des ersten Regenerationsmonates zum Vorschein, und zwar am äußersten Rande des Regenerats als dunkler, einheitlicher Saum, oder, wie es in Fig. 24 zu sehen ist, als lokale Verdichtungen des Pigments, die voneinander gleichweit entfernt liegen. Von diesen am distalen Ende des Regenerats liegenden Häufchen zieht sich das Pigment in proximaler Richtung, bis es den zurückgebliebenen Flossenteil erreicht. Indem das Regenerat weiter wächst,

rcin.org.pl

werden auch die sich darin entwickelnden Flossenstrahlen länger und verzweigen sich dichotomisch. Am äußersten Rande des Regenerats erscheinen jetzt wieder zwischen den Flossenstrahlen kleine Häufchen von dunklem Pigment, die sich ebenfalls in distal-proximaler Richtung in Form von schmalen Streifen verlängern und bald die schon früher entstandene Reihe von Pigmenstreifen erreichen, in welche sich die neue Reihe von Pigmentstreifen mittels zarter Anastomosen verliert. In diesem Stadium sehen wir im Regenerate zwei Reihen von Pigment, wie es in Fig. 25 veranschaulicht ist. Die weitere Pigmentierung findet in derselben Weise statt, also stets in distal-proximaler Richtung.

Bei *Salmo f.* dagegen beginnt die Pigmentierung im Zusammenhang mit dem alten Flossenteil, und die ebenfalls zwischen den Flossenstrahlen erscheinenden Pigmenstreifen ziehen sich in proximal-distaler Richtung bis auf die jüngsten Teile des Regenerats, die gewöhnlich fast farblos sind.

Bei *Tinca vulg.* begegnen wir im Stadium der Pigmententwikkelung beiden Richtungen, der distal-proximalen und der proximal-distalen, wie wir es in Fig. 26 beobachten können.

Bei *Cobitis taenia* endlich ist die Richtung des sich entwickelnden Pigments ebenfalls eine proximal-distale (Fig. 27). Ich beobachtete, daß nicht nur an schrägen, sondern auch an vertikalen Schnittflächen die sich entwickelnden Flossenstrahlen senkrecht zur Schnittebene stehen und mit den zurückgebliebenen Strahlen einen Winkel bilden. Da nämlich die Flossenstrahlen normal einen leicht divergierenden Verlauf haben, müssen die senkrecht zur Schnittebene stehenden Strahlen mit den alten Strahlen einen stumpfen Winkel bilden. Nur die neuen Strahlen des zentralen Flossenteiles haben die Richtung der alten Strahlen. Diese Verhältnisse sehen wir in Fig. 26, die eine regenerierende Schwanzflosse von *Tinca vulg.*, und in Fig. 32, die eine Schwanzflosse von *Amiurus neb.* darstellt. Die Ursache dieses Verhaltens der regenerierenden Strahlen ist nach Tornier (1906) darin zu suchen, „daß nicht die Wunden, sondern die Wundflächen Bezirke für die Auslösung von Regeneratpotenzen sind“. In unserem Falle also ist nicht der ganze Schnitt, sondern die einem jeden einzelnen Flossenstrahl zugehörige Wundfläche für die Richtung des regenerierenden Strahles maßgebend.

Die senkrechte Lage der regenerierten Flossenstrahlen zeigen uns bei *Tinca vulg.* Fig. 26 und 29, und zwar in der fünften Re-

rcin.org.pl

generationswoche, bei *Cyprinus carpio* Fig. 28, bei *Amiurus neb.* Fig. 30 und 31 in der siebenten, als auch Fig. 25 in der zehnten Regenerationswoche.

Die Strahlen liegen also eine geraume Zeit hindurch senkrecht zur Schnittfläche. Diese Dauer ist von der Wachstumsgeschwindigkeit abhängig, und infolgedessen konnte man das Wachstum bei den sehr jungen, rasch regenerierenden Exemplaren von *Salmo f.* nur kurze Zeit beobachten, bei *Amiurus neb.* dagegen, bei welchem der Prozeß langsam verlief, 6 bis 16 Wochen lang. Schließlich strecken sich auch hier die Strahlen, und zwar erfolgt die Streckung in der Zeit des gesteigerten ungleichmäßigen Wachstums, welches an den proximalen Schnittenden aufzutreten pflegt.

In Fällen, wo dieses stärkere Wachstum ausbleibt, stehen auch die Flossen sehr lange Zeit senkrecht zur Schnittfläche.

Die Ursache der Streckung der schief gewachsenen Organe suchten Barfurth (3, 1891), Morgan (6, 1900), Tornier (7, 1900) und andere Forscher zu ermitteln. Während Barfurth besonders auf die Funktion, Schwerkraft und ordnende Einwirkung des Organismus als Streckungsursachen hinwies, befaßten sich Morgan und Tornier mit dem ungleichmäßigen Wachstum, welches während der Regeneration einsetzt. Tornier, der Barfurth's Auffassung einer „funktionellen Orthopädie" bekämpft, sieht die Ursache der Streckung schief gewachsener Schwanzspitzen lediglich in einem ungleichartigen Wachsen der Einzelpartien in diesen Objekten, nicht in einer „Selbstregulierung des Organismus". Gegen diese Deutung Tornier's äußern sich Barfurth und Driesch folgendermaßen: „Gerade in dem Wachsen zeigt sich ja die Regulation; weil das Wachsen zu normalen Verhältnissen führt, ist es regulatorisch". (O. Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre III. 3; D. Barfurth: Regenerationserscheinungen bei Wirbeltierembryonen).

Fig. 27, ferner 32 bis 38 stellen die Streckung der Flossenstrahlen in verschiedenen Stadien dar. Wenn wir Fig. 31 (*Amiurus neb.* in der sechsten Regenerationswoche) mit Fig. 34 (*Amiurus neb.* in der zwölften Reg.-woche) und Fig. 27 (*Cobitis taenia* in der zwölften Reg.-woche), ferner Fig. 30 (*Amiurus neb.* in der fünften Reg.-woche) mit Fig. 36 (*Amiurus neb.* in der 16. Reg.-woche), oder Fig. 37 und Fig. 38 (*Amiurus neb.* aus der 14. Reg.-woche), in weiterer Folge Fig. 26 (*Tinca vulg.* in der 4. Reg.-woche) mit Fig. 32

rcin.org.pl

(*Amiurus neb.* in der 9. Reg.-woche), endlich Fig. 25 und Fig. 29 (*Amiurus neb.* und *Tinca vulg.* aus der 9. Reg.-woche) mit Fig. 33 (*Amiurus neb.* in der 22. Reg.-woche) vergleichen, so finden wir, daß an den regenerierenden Flossen senkrecht zur Schittfläche stehende Flossenstrahlen so lange zu beobachten sind, als das Regenerat sich in annähernd gleicher Breite längs der Schnittfläche befindet. Sobald sich aber in den späteren Stadien ein energischeres Wachstum in dem proximalen Flossenteile geltend macht, erfolgt gleichzeitig eine Änderung in der Form des Regenerats und in der Richtung der Flossenstrahlen. Letztere biegen nämlich scharf von der senkrechten Lage ab, bilden konvexe Bogen, die aber später infolge des anhaltenden ungleichmäßigen Wachstums allmählich flach werden, bis sie sich endlich der normalen Richtung nähern.

Der Prozeß der Strahlenstreckung spricht für die große Bedeutung des ungleichartigen Wachstums bei der Herstellung einer Flosse von typischer Form und normaler Strahlenrichtung.

3. Regeneration der übrigen, paarigen und unpaaren Flossen der Teleostier.

Um die Regenerationsfähigkeit aller anderen Flossen zu untersuchen und die Regenerationsgeschwindigkeit der einzelnen derselben vergleichen zu können, entfernte ich bei *Salmo fario*, *Tinca vulg.*, *Cyprinus carpio*, *Cobitis taenia* und *Amiurus neb.* gleichzeitig Brust-, Bauch-, Anal-, und Dorsalflossen, bei *Salmo fario* auch die Fettflosse. In einer jeden Art der genannten Knochenfische wurden wenigstens je 20 Brust-, Bauch-, Anal- und Rückenflossen entfernt, und zwar so, daß in einem Teil der Fälle die Flossen total bis zur Basis, in den übrigen mit Zurücklassung eines schmalen, etwa $^1/_2$—1 Millimeter breiten Streifens beseitigt wurden. Wie erwartet werden durfte, trat vollkommene Regeneration nur bei der zweiten Schnittführung ein, und zwar bei allen hier untersuchten Arten der Teleostier.

Die operierten Exemplare von *Salmo f.* waren in der Operationszeit zirka 6 Monate alt; sie regenerierten binnen 4—5 Monaten neue Brust-, Bauch-, Anal- und Rückenflossen ganz anstandslos. Es ist schwer zu entscheiden, welche von den genannten Flossen rascher als die anderen nachwuchsen, da das neue Material an der Rückenflosse z. B. zwar etwas größer war, als das in derselben

rcin.org.pl

Zeit an der Brustflosse regenerierte, aber nicht im Verhältnis zur ganzen Flosse, da bei *Salmo f.* die Brustflosse kleiner ist als die Rückenflosse.

In Hinsicht auf junge Exemplare von *Salmo fario* kann man annehmen, daß die Brust-, Bauch-, Anal- und Rückenflossen mit gleicher Schnelligkeit regenerieren. Dagegen regenerierte die Fettflosse bei *Salmo f.* während drei Monaten einen kaum bemerkbaren, schmalen Streifen; in anderen Fällen war überhaupt keine Spur von Regeneration zu sehen, auch wenn bloß ein Teil der Fettflosse entfernt wurde. Das Ausbleiben der Regeneration bei dieser Flosse kann vielleicht auf ihren rudimentären Charakter zurückgeführt werden, umsomehr da die sog. Hornfäden, die ihre Stütze bilden und in den anderen Flossen sich ebenfalls in geringer Menge befinden, während der Regeneration der knöchernen Flossenstrahlen immer auch zum Vorschein kommen.

Tinca vulg. und *Cyprinus carpio* regenerierten binnen 5—6 Monaten Brust-, Bauch-, Anal- und Rückenflossen, wobei die Zeitunterschiede in der Regeneration der Brust- und Rückenflosse sehr gering waren.

Etwas deutlicher trat ein Unterschied hervor in der Geschwindigkeit der Regeneration der Brust- und Rückenflossen bei schon erwachsenen, älteren Exemplaren von *Cobitis taenia.* Die Regeneration war hier im allgemeinen bedeutend langsamer als bei *Salmo f.* und *Tinca vulgaris.* Während nämlich die mit der Brustflosse gleichzeitig entfernte Rückenflosse nach 4 Monaten einen Wachstumsbetrag von zirka 4 mm regenerierte, machte der in derselben Zeit regenerierte Zuwachs der Brustflosse etwa $2^1/_2$ mm aus, was angesichts dessen, daß die Brustflossen bei *Cobitis t.* schmal und ziemlich lang sind, kaum den vierten Teil ihrer Länge ausmachte.

Die entfernten Brust-, Bauch-, Anal und Rückenflossen bei Exemplaren von *Amiurus neb.*, die ebenfalls schon erwachsen waren, regenerierten vollkommen.

Beachtung verdient besonders die Regeneration der Brust- und Rückenflossen. Bei denselben ist der erste Strahl mächtig entwickelt und in der Brustflosse an seiner Innenseite bezahnt. Der Stachel stellt ein stark spongiöses, von einem größeren zentralen und vielen sehr kleinen Kanälen durchzogenes Knochenstück dar, dessen Außenseite zahlreiche tiefere und flachere Rinnen zeigt. In Fig. 41 ist ein Querschnitt durch den Bruststachel abgebildet, und zwar in

rcin.org.pl

der Gegend, wo aus demselben das Zähnchen hervortritt. Dieses ist eine direkte Verlängerung der Knochensubstanz, die den Stachel bildet, und besteht aus zwei Hälften, die bald eng zusammenwachsen, so daß sie ein einheitliches Knochenstück zu bilden scheinen, oder es finden sich zwischen den beiden Hälften des Zähnchens schmale Schlitze, wie sie auch in Fig. 41 zu sehen sind. Der Stachel der Rückenflosse hat denselben Bau, nur besitzt er kein Zähnchen. Distalwärts verlieren die Stacheln die Form eines einheitlichen Stabes, es läßt sich nämlich an der Innenseite derselben das Abschnüren eines paarigen Knochenstückes bemerken. Die abgeschnürten Teile liegen anfangs dem zurückgebliebenen großen Knochenstücke ganz nahe und sind mit demselben durch zahlreiche dicke Bindegewebsfasern verbunden. Gegen das Ende des Stachels wird das unpaare dreieckige Knochenstück immer dünner, verliert sich endlich ganz, die zwei abgeschnürten Knochenspangen zerfallen in je zwei, so daß sich hier vier lose Knochenstücke befinden. Noch weiter distalwärts vereinigen sich zwei von den vier Knochenstücken zu einem dreieckigen Teile, in dessen Nähe die restlichen zwei Knochenspangen liegen, welche ihrer Form und gegenseitigen Lage wegen sehr den einfachen, knöchernen Rinnen der Flossenstrahlen ähnlich sind, und zwar umsomehr, als zwischen den zwei halbrunden Knochenspangen in reichlicher Menge dicke Fäden, sog. Hornfäden auftreten. An seinem distalsten Ende stellt sich der Stachel als gewöhnlicher Flossenstrahl dar. Auf die Konkreszenz der Stacheln in der Brust- und Rückenflosse anderer Siluroiden aus mehreren paarigen Knochenstücken, die den Flossenstrahlen entsprechen, hat bereits O. Hertwig hingewiesen (2, 1876).

Bei *Amiurus neb.* regenerierten Brust- und Rückenflossen samt den oben beschriebenen komplizierten Stacheln, in 6 bis 8 Monaten. Auch hier ist es bezüglich der Rücken- oder Brustflosse schwer, die Zeitunterschiede festzustellen.

Fig. 42 stellt einen Querschnitt durch den regenerierten Stachel der Brustflosse 6 Monate nach der Operation dar. Der Schnitt traf auch das regenerierte Zähnchen. Wie aus diesem Schnitte zu sehen ist, entspricht der neue Stachel vollkommen dem normalen, nur ist die Konkreszenz eine geringere, da die zwei knöchernen Hälften des Zähnchens nebeneinander liegen, einen weiten Raum sperrend. Die regenerierten Stacheln der Brust- und Rückenflosse

rcin.org.pl

glichen in diesem Regenerationsstadium den medialen und distalen Teilen der normalen Stacheln, da sie nirgends ein geschlossenes Ganzes bildeten. Auf Querschnitten durch den distalen Teil des Stachels findet man, ebenso wie in der normalen Flosse, teilweise oder ganz abgeschnürte Knochenspangen, wie es die Abbildungen in Fig. 43 und Fig. 44 zeigen. Im distalen Stachelteile wiederholen sich hier ebenfalls die normalen Verhältnisse. Der unpaare, große Knochenteil wird distalwärts immer dünner, verliert sich endlich ganz, die abgeschnürten Knochenspangen zerfallen in je zwei, so daß in dieser Gegend der Stachel aus 5 oder 4 losen, nur durch dicke Bindegewebsfibrillen miteinander verbundenen Knochenstükken besteht (Fig. 45). Das distalste Ende der Brust- und Rückenflossenstacheln besteht wie in normalem Zustande aus zwei knöchernen Rinnen, die gewöhnlichen Flossenstrahlen ebenfalls sehr ähnlich sind, und auch zwischen diesen Rinnen ist eine Menge dicker Strahlen, sog. Hornstrahlen zu sehen.

Die regenerierten Stacheln gleichen also im wesentlichen normalen Stacheln, und es wird auch wahrscheinlich in späteren Stadien die Konkreszenz der basalen Teile fortschreiten.

Die vollkommene Regeneration der Brustflossen bei allen hier untersuchten Arten der Teleostier, besonders die Herstellung der Brust- und Rückenflossenstacheln bei *Amiurus neb.* liefert den Beweis dafür, daß die Regenerationsfähigkeit der Brustflossen in bezug auf *Amiurus neb.*, *Salmo f.*, *Tinca vulg.* und *Cyprinus carpio* keine geringere als die der Rückenflosse ist, wie es Bogacki behauptet (1906), der das Ausbleiben der Regeneration bei den von ihm untersuchten vier Exemplaren von *Gobio fluv.* und zwei Exemplaren von *Misgurnus fossilis* dahin deutet, „daß die regenerativen Potenzen in der Längsachse des Körpers die größten sind, was mit Regenerationsphänomenen in andern Tierklassen in gewissem Grade übereinstimmt".

Unter den zahlreichen operierten Fischen fanden sich auch solche, die sogar nach 6—8 Monaten kaum Anfänge der Regeneration aufwiesen, was durch den zu knapp an der Basis der Flosse geführten Schnitt verursacht werden konnte, in welchem Falle ja auch die Schwanzflosse nicht regeneriert.

rcin.org.pl

4. Die Schnelligkeit der Regeneration der Schwanzflosse bei einigen Teleostierarten. Bemerkungen über die histogenetischen Prozesse.

In bezug auf die zur völligen Herstellung einer Schwanzflosse nötige Dauer und auf den in einer gewissen Zeit erfolgten Wachstumsbetrag verhalten sich verschiedene Arten der Teleostier ungleich, was schon Broussonet (1, 1786) und jüngstens Suworow (10, 1904) beobachtet haben. Indem Suworow die Tatsache feststellt, daß manche Arten schneller als die anderen regenerieren, meint er, man könne nicht sagen, ob diese Unterschiede durch die Besonderheiten der Organisation einer jeden Teleostierart oder ihrer Lebensweise bedingt seien.

Nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei der Regeneration von Exemplaren einer Art kommen große Unterschiede in der Größe des Zuwachses vor, die sowohl in der Art der Schnittführung als in den individuellen Verhältnissen der operierten Fische begründet sind, wie darauf bereits Morill (11, 1906) hingewiesen hat.

Wenn aber bei einer großen Zahl von Fischen von annähernd gleicher Größe und gleichem Alter, deren äußere Lebensbedingungen die gleichen sind, durch einen nicht allzu nahe an der Basis angelegten Querschnitt die Schwanzflosse entfernt wird, kann man mit Rücksicht darauf, daß in diesem Falle die Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit der Flossen auf das Minimum sinken, den durchschnittlichen Wachstumsbetrag in derselben Zeit bei einer oder mehreren Arten von Fischen gewinnen, die Wachstumsschnelligkeit während der ganzen Regenerationsdauer verfolgen und auch die zur völligen Regeneration der Flosse nötige Zeit ermitteln.

Diesen Zweck hatten auch folgende Untersuchungen. Indem ich mir die weitere, systematische Behandlung dieses Gegenstandes vorbehalte, teile ich hier die vorläufigen Resultate mit.

Es wurde bei einer großen Zahl von jungen, einige Monate alten Exemplaren von *Salmo f.* und *Tinca vulg*, von älteren und bereits erwachsenen von *Cobitis taenia* und *Amiurus neb.*, zusammen bei etwa 250 Fischen, die Schwanzflosse durch einen Querschnitt entfernt und der sodann erfolgte Zuwachs bei allen Exemplaren, bei lebenden, aber meistens bei früher getöteten Fischen von Zeit zu Zeit gemessen.

rcin.org.pl

Auf Grund zahlreicher, auf denselben Zeitpunkt sich beziehender Messungen der Regenerate wurden Durchschnittszahlen für die Größe des Zuwachses in verschiedenen Zeiten gewonnen, welche zu einer Messungsreihe geordnet, den zeitlichen Verlauf der regenerativen Wachstumsgeschwindigkeit der Schwanzflosse bei dieser einfachsten Schnittführung erkennen lassen.

Folgende Tabelle gibt die betreffenden Messungsreihen für jede der hier untersuchten Arten von Knochenfischen.

Wochen	*Salmo f.*	*Tinca vulg.*	*Cobitis taen.*	*Amiurus neb.*
	Länge der Schwanzflossen vor der Operation.			
	6—7½ mm	5—7 mm	9—11 mm	6—8 mm
	Durchschnittliche Größe des Regenerats in mm			
2	½	½	½	—
3	1	1	¾	½
4	1½	1½	1	¾
5	—	—	1¼	1
6	2¾	2½	1½	1¼
7	4	3	—	—
8	4½	3¾	2	1¾
10	5½	—	—	2¼
11	—	5½	3	—
13	—	—	3½	3
14	7½	—	—	—
15	—	7	—	—
18	—	—	5	4½
20	9	8	—	—
24			6½	6
26			—	6½
28			7½	6¾
32			8¼	7¼

Wenn wir die einer jeden Art von Knochenfischen zugehörenden Wachstumsbeträge miteinander vergleichen, so finden wir, daß *Salmo fario* und *Tinca vulg.* bedeutend rascher regenerierten als *Cobitis taenia* und *Amiurus neb.;* während bei den zwei ersten Ar-

rcin.org.pl

ten der einen Millimeter Länge ausmachende Zuwachs höchstens schon nach drei Regenerationswochen erschien, so war derselbe Zuwachs bei *Cobitis t.* und *Amiurus neb.* meistens erst nach 5-wöchentlicher Regeneration zu bemerken; während weiter die Regeneration der ganzen Schwanzflosse bei *Salmo f.* und *Tinca vulg.* eine Zeitdauer von ungefähr 14—16 Wochen beanspruchte, war binnen dieser Zeit etwa die Hälfte der Schwanzflosse bei *Cobitis* und *Amiurus* hergestellt. Auch regenerierte *Salmo f.* etwas schneller als *Tinca v.*, trotzdem beide Arten in gleichem Lebensalter standen und fast von gleicher Größe waren; *Cobitis t.* regenerierte etwas rascher als der Zwergwels.

Wir finden weiter, daß die Wachstumsgeschwindigkeit bei *Salmo f.* und *Tinca vulg.* während der ganzen Regenerationsdauer keine konstante ist. Von der dritten oder vierten Regenerationswoche an steigt die Schnelligkeit fortwährend, so daß sie um die zehnte Regenerationswoche herum ihr Maximum erreicht, sodann aber wird das Wachstum etwas langsamer, indem sich die regenerierte Schwanzflosse schon der normalen Größe zu nähern beginnt. Das Wachsen der Flosse bei *Tinca* und *Salmo* hörte mit der Erlangung der früheren Flossenlänge nicht auf, da sich diese Fische im Wachstumsstadium befanden, wie es die deutliche Zunahme der Körperlänge während der Regeneration der Flosse erkennen ließ. Daß das Wachstum der Flosse während der Regeneration ein bedeutend energischeres als das normale war, erhellt aus diesem Umstande, daß in der zwanzigsten Regenerationswoche die operierten Schwanzflossen von den überhaupt nicht operierten und normal wachsenden Schwanzflossen von Fischen, die in demselben Aquarium mit den operierten lebten, sich nur sehr unerheblich in ihrer Länge und Breite unterschieden.

Die Messungsreihen für *Cobitis t.* und *Amiurus neb.* zeigen uns, daß die Wachstumsschnelligkeit bei diesen Arten eine sehr gleichmäßige und stetige ist, besonders während einer Regenerationsdauer von 6 bis 7 Monaten. Auch später hörte das Wachstum nicht auf, aber nur langsam näherte sich die Schwanzflosse ihrer normalen Länge. Weder *Cobitis t.* noch *Amiurus neb.* wiesen während der verhältnismäßig langen Regenerationsdauer merkliches Wachstum der ganzen Körperlänge auf, sie befanden sich eben nicht mehr im Wachstumsstadium.

Wenn wir den zeitlichen Verlauf der Regeneration hinsichtlich

rcin.org.pl

der Wachstumsgeschwindigkeit der Schwanzflosse auf Grund der oben zitierten Durchschnittzuwachse graphisch darstellen, indem als Abszissen die Zeit (Wochen), als Ordinaten die jeweiligen Durchschnittzuwachse aufgetragen werden, so erhalten wir für das regenerative Längewachstum der Schwanzflosse bei *Salmo f.* und *Tinca vulg.* Kurvenschemen, wie sie in Textfigur 1 *(a, b)* zu sehen sind. Das erste *(a)* Schema illustriert die Regeneration von *Salmo f.*, das andere Schema *(b)* diese bei *Tinca vulg.*, beide während einer

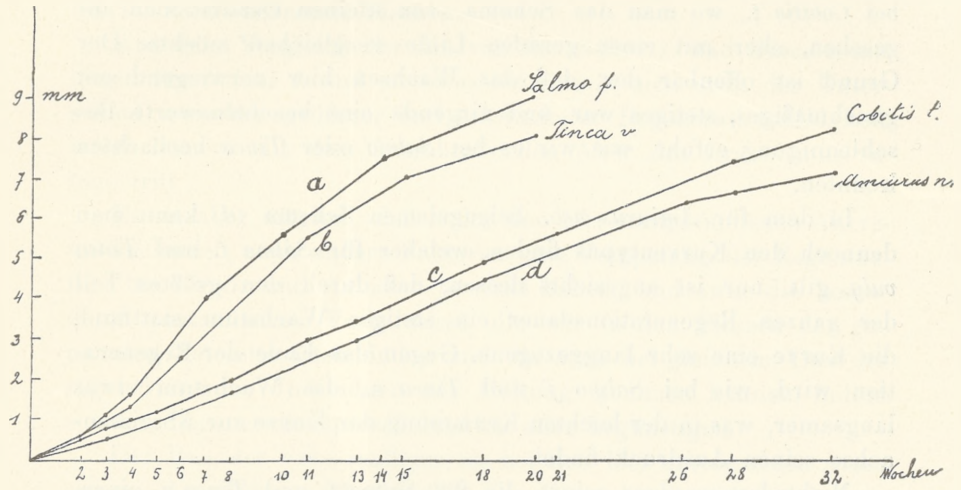


Fig. 1.

Observationszeit von 20 Wochen. In beiden Kurven ist das langsame Wachsen in den Anfangstadien der Regeneration zu sehen, sodann bemerken wir einen starken Aufstieg derselben, und zwar während des zweiten und dritten Regenerationsmonates, — hier entfernt sich die Kurve am weitesten von der Abszissenachse, — später wird das Wachstum wieder langsamer, nämlich gegen das Ende des Regenerationsprozesses, und die Kurve beginnt sich zur Abszissenachse zu krümmen.

Die jungen, noch nicht erwachsenen Exemplare von *Salmo f.* und *Tinca vulg.* regenerierten also die Schwanzflosse hinsichtlich der Wachstumsschnelligkeit in gleicher Weise, da bei diesen beiden Arten von Knochenfischen der Prozeß sich in Schemen von Kurven, die eine annähernd gleiche Form haben, darstellen läßt.

rcin.org.pl

Wenn auf dieselbe Weise das regenerative Längewachstum der Flosse bei *Cobitis taenia* und *Amiurus neb.* graphisch dargestellt wird, erhalten wir andere Schemata als diejenigen, welche die Regeneration bei *Salmo* und *Tinca* betreffen.

Wie man aus den Schemen in Textfig. 1 *(c, d)*, welche den zeitlichen Verlauf der Regeneration der Schwanzflosse von *Cobitis t.* und *Amiurus neb.* in einer Regenerationszeit von 32 Wochen illustrieren, gleich sehen kann, kommt in ihnen der Kurventypus der Schemen *a, b* überhaupt sehr schwach zum Ausdruck, besonders bei *Cobitis t.*, wo man das Schema, von kleinen Oszillationen abgesehen, eher mit einer geraden Linie vergleichen möchte. Der Grund ist offenbar der, daß das Wachsen hier vorwiegend ein gleichmäßiges, stetiges war und nirgends eine beachtenswerte Beschleunigung erfuhr, wie wir es bei *Salmo* oder *Tinca* beobachten konnten.

In dem für *Amiurus neb.* beigegebenen Schema *(d)* kann man dennoch den Kurventypus finden, welcher für *Salmo f.* und *Tinca vulg.* gilt, nur ist angesichts dessen, daß durch den größten Teil der ganzen Regenerationsdauer ein stetiges Wachstum stattfand, die Kurve eine sehr langgezogene. Gegen das Ende der Regeneration wird, wie bei *Salmo f.* und *Tinca v.*, das Wachstum etwas langsamer, was in der leichten Krümmung der Kurve zur Abszissenachse seinen Ausdruck findet.

Nichtsdestoweniger zeigen die für *Salmo f.* und *Tinca v.* einerseits, und für *Cobitis t.* und *Amiurus neb.* andererseits gewonnenen Kurvenschemen, daß der zeitliche Verlauf des Regenerationsprozesses bei älteren, schon erwachsenen Fischen ein anderer ist, als bei jungen, noch im Wachsen begriffenen Individuen. Bei den ersteren kennzeichnet die Wachstumsschnelligkeit eine große Stetigkeit und Gleichmäßigkeit, bei den anderen dagegen ein Aufsteigen und Beschleunigen des Wachstums.

Die Regeneration der Schwanzflosse bei jungen Exemplaren von *Salmo f.* und *Tinca vulg.* zeigt in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit eine Analogie zu den von W. Ostwald (1908) erörterten progressiven Teilvorgängen der Entwicklung (nämlich der postembryonalen, larvalen und fötalen Entwicklung, der Entwicklung tierischer und pflanzlicher Organe, einschließlich gewisser Fälle pathologischen Wachstums usw.), welche hinsichtlich ihres zeitlichen Verlaufs einen einheitlichen Typus haben: „Die Geschwindigkeit

rcin.org.pl

des betreffenden Vorgangs beginnt mit einem niedrigen Werte, wächst mit dem Fortschreiten des Vorgangs und nimmt gegen das Ende desselben wieder ab; mit anderen Worten der Kurventypus für diese Vorgänge ist die S-Form."

Angesichts dessen, daß die oben vorgeführten Kurvenschemen bei *Salmo f.* und *Tinca vulg.* ebenfalls eine ausgesprochene S-Form besitzen, kann man schließen, daß besonders bei sehr jungen Fischen der Regenerationsprozeß in bezug auf seinen zeitlichen Verlauf mehr einem normalen Wachstumsprozesse gleicht, als derjenige bei schon erwachsenen Fischen.

Aus dem Vergleich der Kurven für *Salmo f.* und *Tinca v.* mit denen für *Cobitis t.* und *Amiurus neb.* ergibt sich auch der Unterschied zwischen größerer und schwächerer Regenerationsfähigkeit, welch letztere mit dem fortschreitenden Alter des Organismus zutage tritt.

Es ist aber möglich, daß außer den hier stattgefundenen Altersunterschieden auch andere Faktoren eine Verspätung der Regeneration bei *Cobitis* und *Amiurus* bewirkt haben, und zwar die besonderen anatomischen Verhältnisse, die wir in den Flossen der genannten Teleostierarten finden und die auch bei gleichem Alter der regenerierenden Individuen zur Geltung kommen können, indem sie den Regenerationsprozeß hindern oder begünstigen.

Der Bau der Schwanzflosse ist bei den hier untersuchten Arten seinem Grundplan nach derselbe. Die Flosse stellt eine durch knöcherne Flossenstrahlen gestützte Hautfalte vor. Abgesehen von den bei einer jeden Teleostierart vorkommenden Unterschieden in den Skeletteilen der Flosse, wollen wir nur darauf hinweisen, daß die Hautbekleidung der Flosse alle Merkmale besitzt, welche die Haut einer gewissen Teleostierart überhaupt kennzeichnen. Nur ist die Flossenhaut sehr dünn und besitzt keine Schuppen. Es liegt also die Vermutung nahe, daß wie bei anderen Tieren, auch in diesem Falle eine energischere Regeneration dort stattfindet, wo die anatomischen Verhältnisse am einfachsten und am wenigsten differenziert sich gestalten.

Unter den vier untersuchten Arten weist zweifellos die Flossenhaut von *Salmo f.* den primitivsten, die von *Amiurus neb.* den kompliziertesten Bau auf. Ebenso finden sich Unterschiede zwischen *Tinca v.* und *Cobitis taenia.* Während bei *Salmo f.* das mehrschichtige, mit Interzellularbrückchen ausgestattete Epithel aus großen,

rcin.org.pl

regelmäßigen Zellen mit ovalen oder runden Kernen besteht, in welchen nicht sehr zahlreiche Schleimdrüsen in einer oder zwei Schichten zerstreut liegen, finden wir schon bei *Tinca* andere Verhältnisse. Die Epithelzellen sind hier sehr klein und haben kleine, rundliche Kerne; zwischen den Zellen liegen hier in einigen Schichten seröse und schleimbildende Drüsen, erstere in solcher Menge, daß die Zellen abgeplattet und spindelförmig sind und auch Syncytien bilden, die sich wie Scheidewände zwischen den zahlreichen, wenn auch nicht sehr großen serösen Drüsen ziehen. Dagegen ist die Cutis der Flosse gewöhnlich etwas dicker bei *Salmo f.* als bei *Tinca vulg.*, wo sie sich oft nur als zarte Lamelle findet. Der mehr als bei *Salmo f.* komplizierte Bau des Epithels kann bei *Tinca vulg.* die Regeneration ein wenig verzögert haben.

Langsamer regenerieren, wie wir bereits gesehen haben, die Schwanzflossen von *Cobitis t.* und *Amiurus nebulosus.* Bei *Cobitis taenia* finden wir im mehrschichtigen, aus ziemlich kleinen Zellen bestehenden Epithel 3 bis 4 Schichten großer, seröser Drüsen, die bedeutend größer sind als solche bei *Tinca*, und außerdem eine oder zwei Schichten Schleimdrüsen, besonders in den oberen Epithelschichten; bei *Amiurus neb.* ist sowohl die Zahl als auch die Größe der im Epithel sich befindenden Drüsen am größten. Hier finden wir wohlerhaltene Epithelzellen nur noch in den tiefsten Schichten der Epidermis, da die riesig großen serösen Drüsen die Zellelemente verdrängen und verunstalten. Auch die Lederhaut ist bei *Amiurus neb.* von größerer Dicke als bei *Cobitis*, geschweige denn bei *Salmo f.* oder *Tinca vulgaris.* Sie bildet nämlich bei *Amiurus* eine dicke, kompakte Fibrillenschicht, die in den tieferen Teilen locker wird, und entsendet zahlreiche dicke Bindegewebsfasern besonders in die Gegend der knöchernen Flossenstrahlen. Die hier in Kürze erwähnten, von dem Entwicklungsstadium unabhängigen, weil stets vorkommenden Differenzen, also die Zahl und Beschaffenheit der im Epithel sich befindenden Drüsen, die Zahl der wohlerhaltenen Zellelemente, die Dicke der Lederhaut, scheinen ebenso, wie die Altersunterschiede, die ihrerseits eine Steigerung der Differenzierung der Gewebe verursachen, auf die Geschwindigkeit des Regenerationsprozesses zu wirken.

Wie Querschnitte durch die regenerierende Flosse zeigten, kamen bei *Salmo f.* und *Tinca* Schleimdrüsen schon in der zweiten Regenerationswoche zum Vorschein, seröse Drüsen entwickelten

rcin.org.pl

sich bedeutend langsamer; in der vierten Regenerationswoche waren sie bei *Tinca*, *Cobitis t.* und *Amiurus neb.* in sehr geringer Zahl zu beobachten, und auch in der zehnten Regenerationswoche war bei *Amiurus neb.* die Zahl der regenerierten Drüsen eine enorm kleinere als in normalen Zuständen.

Auch in sehr frühen Regenerationsstadien (6 Tage nach der Operation) konnte man im Epithel, das die Wunde bedeckte, seröse Drüsenzellen finden. Diese sind aber nicht regenerativen Ursprungs, da sie in späteren Stadien nicht zum Vorschein kommen und erst in vorgerücktem Regenerationsstadium wieder erscheinen. Sie wurden wahrscheinlich während der Verschiebung des Epithels über die Wundränder passiv mitgezogen, wofür auch der Umstand spricht, daß die serösen Drüsenzellen, die wir in diesen sehr frühen Regenerationsstadien manchmal finden, alle von gleicher Größe sind und sich nur in den oberen Epithelschichten befinden.

Wir wollen jetzt einige histologische Vorgänge bei der Regeneration der knöchernen Flossenstrahlen betrachten, die bereits von Suworow (10, 1904) untersucht wurden.

Die Vorgänge in frühen Regenerationsstadien bei den hier untersuchten Arten von Fischen sind denjenigen, die Suworow bei *Carassius auratus* schilderte, im wesentlichen gleich. Das Epithel, welches die Wunde bedeckt, beginnt sich rasch zu vermehren, und zwar bedeutend energischer zwischen den einzelnen Knochenstrahlen, als über denselben. Fig. 46 zeigt einen Längsschnitt durch die bereits 8 Tage sich regenerierende Schwanzflosse von *Salmo fario*. Der Schnitt führt durch den Flossenstrahl. Das neue Epithel deckt die Wundfläche, auf der sich zahlreiche Blutkörperchen und Leukocyten befinden. In Fig. 47, die ebenfalls einen Längsschnitt durch die regenerierende Flosse bei *Amiurus neb.*, aber aus der zwischen den Flossenstrahlen sich befindenden Partie darstellt, ist die starke Proliferation des Epithels in das Innere der Flosse, wo es eine Falte bildet, zu sehen. Im regenerierenden Epithel besteht die tiefste Schicht aus großen, zylindrischen Zellen, deren Plasma sehr dicht ist; die äußeren Epithelschichten besitzen runde oder ovale Zellen und an der Oberfläche des Epithels sind sie sehr abgeplattet.

Daß sich an der Wundfläche zahlreiche Blutkörperchen sammeln, die sodann verschwinden, indem sie in die intrazellulären Räume des Epithels gelangen, habe ich ebenso wie Suworow

rcin.org.pl

beobachten können. Es ist charakteristisch, daß sich zwischen den einzelnen Strahlen eine bedeutend geringere Menge solcher Blutkörperchen sammelt, als an den Stümpfen der abgeschnittenen Flossenstrahlen, was wahrscheinlich damit im Zusammenhange steht, daß in den Strahlen eine größere Zahl von Blutgefäßen als zwischen denselben vorhanden ist. Ich konnte auf einem Frontalschnitte von einer bereits 14 Tage regenerierenden Schwanzflosse von *Tinca vulg.* konstatieren, daß infolge der massigen Ansammlung der Blutkörperchen die Regeneration verzögert wird. Während nämlich das zwischen den Strahlen sich befindende lockere Bindegewebe sich schon zu vermehren beginnt, befinden sich am Ende eines jeden Strahlenstumpfes fast ganz leere Lakunen, die jedoch Spuren von Lymphe, als auch rote Blutkörperchen enthalten. Oft bildet sich längs der Wundfläche eine große Lakune mit Blutkörperchen, oder es sind deren so viele, als es Strahlen gibt. In diesem Falle sind sie voneinander durch das stark wuchernde Epithel geschieden. Erst nachdem diese Lakunen leer geworden sind, beginnt der weitere Regenerationsprozeß.

Die Regeneration der knöchernen Flossenstrahlen beschreibt Suworow (10. 1904) bei *Carassius auratus* folgendermaßen: „Die Entwickelung beginnt damit, daß die Zellen des Periostes in den Endteilen des Strahles eine runde Form annehmen; so modifizierte Zellen vermehren sich energisch, bilden eine Reihe, dringen in das Regenerat vor und beginnen auf ihrer Oberfläche Knochensubstanz auszuscheiden; infolgedessen erscheinen dünne, lose Streifen der jungen Knochensubstanz, die bald verschmelzen und endlich einen einheitlichen, massiven Flossenstrahl bilden".

Aus den zahlreichen Schnittserien, die ich von allen hier untersuchten Arten der Teleostier verfertigte, ergab sich folgendes:

Die Zellen des Periostes, welches den Strahlenstumpf bedeckt, vermehren sich energisch und bilden am Ende eines jeden Strahles einen Zellenhaufen, der aus kleinen, rundlichen, plasmaarmen Zellen besteht. Diese Haufen verlängern sich zu Streifen und dringen in das mit jungen mesenchymatischen Zellen ausgefüllte Regenerat ein. Die Richtung dieser Zellstreifen ist zur Schnittebene senkrecht. Als Fortsetzung der alten Strahlen beginnt sich jetzt ein neuer Knochen zu bilden in Form von dünnen, unregelmäßigen Trabekeln, die innerhalb des Periostes erscheinen, wie es auch Su-

rcin.org.pl

worow schildert. Diese junge Knochensubstanz ist von allen Seiten von Osteoblasten umgeben und ist auch vom Epithel durch eine Basalmembran geschieden. Den auf diese Weise sich bildenden Knochen sehen wir in Fig. 48 in dem dem zurückgebliebenen Strahlenstumpfe nächstliegenden Teile des Regenerats. Wie aber aus derselben Figur (die einen Längsschnitt aus einer in der vierten Regenerationswoche sich befindenden Flosse von *Salmo* darstellt) weiter zu entnehmen ist, bildet sich der neue Flossenstrahl auf obige Weise nur in der Nähe der Wundfläche; wir sehen nämlich in dieser Figur, daß sich der Knochen in seinem weiteren Verlaufe nicht zwischen den Osteoblasten befindet, sondern nur auf ihrer dem Epithel zugekehrten Seite, also an der Grenze zwischen der Epidermis und den aus dem Perioste stammenden Osteoblasten. Distalwärts ist der Knochenstrahl sehr dünn und stellt sich in diesen Partien der Flosse als eine lokale Verdickung der Basalmembran dar.

Diese weitere Bildungsart der Strahlen ist der embryonalen Entwickelung der Flossenstrahlen vollkommen analog, wie sie bereits von Harrison (4, 1893), Szily (16, 1907), Ziegler (18, 1908) und Brohl (19. 1909) geschildert wurde.

Besonders klar tritt diese Art der Strahlenregeneration auf Querschnitten durch die regenerierende Flosse zutage.

Fig. 49 zeigt einen solchen Schnitt aus der distalen Partie einer Schwanzflosse von *Cobitis taenia* in der 4. Regenerationswoche (Zuwachsgröße etwa 1 mm).

Wir sehen hier das charakteristische, von Szily (1907) geschilderte Verhalten der Basalschicht der Epidermis. Sie besteht aus großen kubischen Zellen, deren Plasma sehr verdichtet ist; ihre Kerne sind von der basalen Oberfläche der Zellen abgerückt. Ebenso kann man in dieser Schicht einzelne Partien unterscheiden, in welchen die Zellen sehr groß sind und unter welchen die kleinen, runden Osteoblasten sich zu Papillen sammeln. Das Innere der Flosse wird von jungem Mesenchymgewebe ausgefüllt, dessen sternförmige oder längliche Zellen sich von den Osteoblasten genau unterscheiden lassen.

An der epidermoidalen Grenze der Osteoblastenpapille sehen wir einen ziemlich dünnen, mit Hansen'schem Fuchsin sich rötlich färbenden Streifen, d. i. die Anlage des Flossenstrahles; sie ist in der Mitte etwas dicker als an den Enden, die in die bräunlich-

rcin.org.pl

gelb sich tingierende Basalmembran der Epidermis überzugehen scheinen.

In einem etwas späteren Stadium, das die sich auf *Salmo f.* beziehende Fig. 50 darstellt, ist schon die Knochenbildung vorgerückt. Die unter dem bereits dickeren Knochenstreifen liegenden, epithelartig angeordneten Osteoblasten sind sehr groß, haben ein homogenes Plasma und sich blaß färbende Kerne. Aus dem einheitlichen Knochenstreifen ziehen sich dünne, wellige Knochentrabekeln zwischen die einzelnen Osteoblasten, welche oft durch einen feinen Spaltraum vom Knochen geschieden sind. In diesem Stadium kommt die interzelluläre Bildungsart des Strahles sehr schön zum Ausdruck. Die Basalschicht der Epidermis behält noch ihren Charakter, aber in späteren Stadien sehen wir über den knöchernen Rinnen der regenerierten Flossenstrahlen ziemlich flache Epithelzellen.

Der Knochen bildet sich in der Richtung gegen die Innenseite der Flosse, was auch daraus folgt, daß seine der Epidermis zugekehrte Seite glatt ist, die innere dagegen Vertiefungen zeigt, in welchen die Osteoblasten liegen.

Beachtung verdient noch der Umstand, daß während der Bildung der Flossenstrahlen auch hier, wie in embryonaler Entwickelung sog. Hornfäden oder Elastoidinfäden zum Vorschein kommen, die gewöhnlich in frühen Stadien der Regeneration dicht der Basalmembran der Epidermis, in einer Reihe geordnet, anliegen und sich auch später in ihren verschiedenen Beziehungen zu den regenerierenden Knochenstrahlen beobachten lassen.

Nachdem der Knochenstrahl dicker wird, findet ein Herabsinken desselben in die tiefere Schicht des Mesenchyms statt. und zwar in einer Weise, wie sie bei normaler Entwickelung ebenfalls von Harrison (4, 1893), Szily und Brohl beschrieben wurde. Fig. 51 zeigt uns diesen Zustand bei *Salmo f.* in der sechsten, Fig. 52 bei *Amiurus neb.* in der neunten Regenerationswoche. Das Vordringen der Bindegewebszellen aus dem Innern der Flosse auf die äußere Oberfläche des knöchernen Flossenstrahles sieht man besonders deutlich an den Enden der Knochenrinnen, die sich noch in teilweiser Verbindung mit der Basalmembran der Epidermis befinden; an diesen Stellen finden sich in späteren Stadien ganze Haufen kleiner, runder Bindegewebszellen, die allmählich vordringend, den Knochenstrahl von allen Seiten umgeben, wie wir es in Fig. 52

rcin.org.pl

sehen können. Über dem in die Tiefe sinkenden Strahle erscheinen weite Spalträume, die sich aber bald mit Bindegewebszellen ausfüllen, und es erscheint unter den Teilen der Epidermis, wo sich früher die Anlagen der Knochenstrahlen befanden, wieder eine sehr dünne, steif verlaufende Basalmembran.

Den weiteren Bildungsprozeß der knöchernen Strahlen hat Suworow richtig geschildert.

Während der Bildung der Flossenstrahlen beginnt auch die Regeneration der Lederhaut. Es bildet sich in Kontinuität mit der alten Cutis zuerst eine dünne, homogene Lamelle, die unter der Basalmembran der Epidermis liegt. Unter dieser Lamelle sammeln sich zwischen den einzelnen Flossenstrahlen kleine, rundliche Zellen, zwischen welchen man in späteren Stadien auch kurze, wellige Bindegewebsfasern findet. In den Partien der Flosse, wo die knöchernen Flossenstrahlen sich unmittelbar unter der Epidermis befanden, bildet sich die Cutis erst später, nämlich in der Zeit, wenn die Knochenstrahlen in die Tiefe des Mesenchyms sinken und wenn zahlreiche Bindegewebszellen auf die äußere Knochenseite gelangen.

Da in normalen Verhältnissen bei allen Arten von Fischen die Cutis ebenfalls, besonders in der Peripherie der Flosse, wo ihr Wachstum stattfindet, zwischen den Strahlen bedeutend dicker ist als auf den Strahlen, und nur in der basalen Flossengegend die Cutis sowohl zwischen den Strahlen, als auf denselben die gleiche Dicke besitzt, kann man vermuten, daß die regenerative Entwicklung der Lederhaut der Flosse der embryonalen gleicht.

In der Regeneration der Flossenstrahlen finden wir also zwei Prozesse: der erste kommt in unmittelbarer Nähe der Wundfläche zum Vorschein, indem die Knochensubstanz innerhalb der Osteoblasten angelegt wird, bald aber erfolgt eine Änderung, und aus den Osteoblasten bildet sich im weiteren Verlauf der Regeneration die Knochensubstanz auf eine den embryonal sich bildenden Flossenstrahlen eigenartige Weise.

Aus dem Zoologischen Institut der Lemberger Universität unter der Leitung des Prof. J. Nusbaum.

rcin.org.pl

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

1) 1786. Broussonet, M. Observations sur la régénération de quelques parties du corps des Poissons. Hist. de l'Acad. Roy. des Sciences.

2) 1876. Hertwig, O. Über das Hautskelett der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. 2.

3) 1891. Barfurth, D. Versuche zur funktionellen Anpassung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37.

4) 1893. Harrison, R. G. Über die Entwickelung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 42.

5) 1900. Nusbaum und Sidoriak, Beiträge zur Kenntnis der Regenerations-Vorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen (*Salmo f.* L.). Arch. f. Entw.-mech., X.

6) 1900. Morgan, T. H. Regeneration in Teleosts. Arch. f. Entw.-mech., X.

7) 1900. Tornier, G. Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz., B. 23.

8) 1902. Morgan, T. H. Further Experiments on the Regeneration of the Tail of Fishes. Arch. f. Entw.-mech., XIV.

9) 1904. Barfurth, D. Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. O. Hertwig's Handbuch der Entwickelungslehre, B. III.

10) 1904. Suworow E. Über die Regeneration der Flossen bei Knochenfischen. Arbeiten der Kais. Ges. d. Naturforscher in Petersburg, XXXIII, Lieferung 4.

11) 1906. Morill, C. V. Regeneration of Certain Structures in *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bulletin, XII, No. 1.

12) 1906. Bogacki, K. Experimentelle Flossenregeneration bei europäischen Süßwasserfischen. Arch. f. Entw.-mech., Bd. XXII.

13) 1906. Morgan, T. H. The Physiology of Regeneration. Journal of Exp. Zool., III.

14) 1906. Barfurth, D. Regeneration und Involution. Ergebn. d. Anat. und Entw.-gesch., Bd. 16.

15) 1907. Morgan T. H. Regeneration (Übersetzung von Moszkowski).

16) 1907. Szily A. Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle, zugleich ein Beitrag zur Phylogenese dieser Hartgebilde. Anat. Anz. Bd. 3.

17) 1908. Ostwald, W. Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Vorträge u. Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen, herausgegeben von W. Roux.

18) 1908. Ziegler H. E. Die sog. Hornfäden der Selachier und die Flossenstrahlen der Knochenfische. Zool. Anz., B. 33.

19) 1909. Brohl, E. Die sog. Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, B. 45, Heft 2.

rcin.org.pl

Erklärung der Tafeln.

Ep — Epidermis
op — Operculare
subop — Suboperculare
intop — Interoperculare
praeop — Praeoperculare
reg. Opk. — regenerierte Opercularknochen
G. — Gefäße
m. b. — membrana brianchostega
r. b. — radii branchiostegi
S — Hautsinnesorgane
D — Drüsen
M — Muskeln
Osb — Osteoblasten
St. — Stacheln (der Brust u. Rückenflosse bei *Amiurus*)
B — Bindegewebe
Bgf — Bindegewebsfibrillen
Bz — Basalschicht d. Epidermis
Bl — Blutkörperchen
Bm — Basalmembran
Bgz — Bindegewebszellen
Z — Zähnchen (der Stacheln)
CK — Zentralkanal
C — Cutis
ab. KS — abgeschnürte Knochenspangen
Fstr — Flossenstrahl
Mes — Mesenchym
H — Hornfäden

Tafel XXV.

Fig. 1. Schema des Kiemendeckels von *Salmo fario*; (1—1) (2—2) Richtungen der angelegten Schnitte.

Fig. 2. Schema des Kiemendeckels samt Kiemenhautstrahlen von *Amiurus nebulosus*; (1—1) (2—2) wie in Fig. 1.

Fig. 3 Schema aus Morgan's: „Regeneration 1907".

Fig. 4—7. Schwanzflossen von *Amiurus*, *Cyprinus carpio, Salmo f.*, *Cobitis taenia* in der sechsten Regenerationswoche: stärkeres Wachstum im proximalen Teile der Schrägschnittfläche.

Fig. 8—16. Schwanzflossen von *Amiurus*, *Tinca, Salmo*, *Cobitis, Cyprinus* (aus verschiedenen Regenerationszeiten): symmetrischer Zuwachs unter Wahrung der Form des typischen äußeren Flossenrandes.

Fig. 17. *Salmo f.* (zehnte Reg.-woche): stärkeres Wachstum am distalen Ende einer Schrägfläche.

Fig. 18. *Amiurus neb.* (23 Reg.-woche): hergestellte typische Form.

Fig. 19—21. Wachstum aus einer queren und schrägen Schnittfläche bei *Tinca v.* (fünfte Reg.-woche).

Fig. 22. und 23. *Amiurus* und *Salmo*: unvollkommene Regeneration.

Fig. 24 — 26. *Amiurus* und *Tinca*: Pigmentierung und Richtung der Flossenstrahlen.

Fig. 27. und Fig. 32. — 38. Verschiedene Stadien sich streckender Flossenstrahlen.

Fig. 28 — 31. *Amiurus, Tinca, Cyprinus*: senkrecht stehende Flossenstrahlen.

Tafel XXVI.

Fig. 39. Querschnitt in naso-kaudaler Richtung durch das regenerierende Operculum von *Salmo f.* (sechste Regenerationswoche). (Reichert's Ok. I, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

rcin.org.pl

Fig. 40. Querschnitt in naso-kaudaler Richtung durch ein regeneriertes Operculum von *Cyprinus carpio* (6 Monate nach der Operation).

Fig. 41. Querschnitt durch einen normalen Stachel der Brustflosse von *Amiurus neb.* (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 42. Querschnitt durch einen regenerierten Stachel in der Gegend des Zähnchens. (Reichert's Ok. I. Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 43. Querschnitt durch den distalen Teil eines regenerierten Stachels: abgeschnürte Kochenspangen. (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 44. Querschnitt durch einen regenerierten Stachel der Rückenflosse von *Am. neb.*: Abschnüren der Knochenspangen. (Reichert's Ok. 4, Syst. 3, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 45. Querschnitt durch den distalen Teil eines regenerierenden Stachels der Rückenflosse von *Am. neb.*: die paarigen Knochenspangen zerfallen in je 2 Teile. (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 46. Längsschnitt durch die regenerierende Schwanzflosse von *Salmo* (8 Tage nach der Operation). (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 47. Längsschnitt durch die regenerierende Schwanzflosse von *Amiurus* (14 Tage nach der Operation). (Reichert's Ok. 3, Syst. 3, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 48. Längsschnitt durch die regenerierende Schwanzflosse von *Salmo* (28 Tage nach der Operation): Entwicklung des Knochens. (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 49. Querschnitt durch die regenerierende Flosse von *Cobitis t.* (24 Tage nach der Operation). (Reichert's Ok. 4, Syst. 3, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 50. Querschnitt durch die regenerierende Schwanzflosse von *Salmo f.* (28 Tage nach der Operation). Entwickelung des Knochens. (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 51. Querschnitt durch die regenerierende Schwanzflosse von *Salmo* (sechste Reg.-woche): Mesenchymzellen bedecken die Außenseite des Flossenstrahls. (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

Fig. 52. Querschnitt durch die regenerierende Schwanzflosse von *Amiurus neb.* (9. Reg.-woche) Mesenchymzellen bedecken den Flossenstrahl. (Reichert's Ok. 1, Syst. 6, Zeichenapp. Abbé).

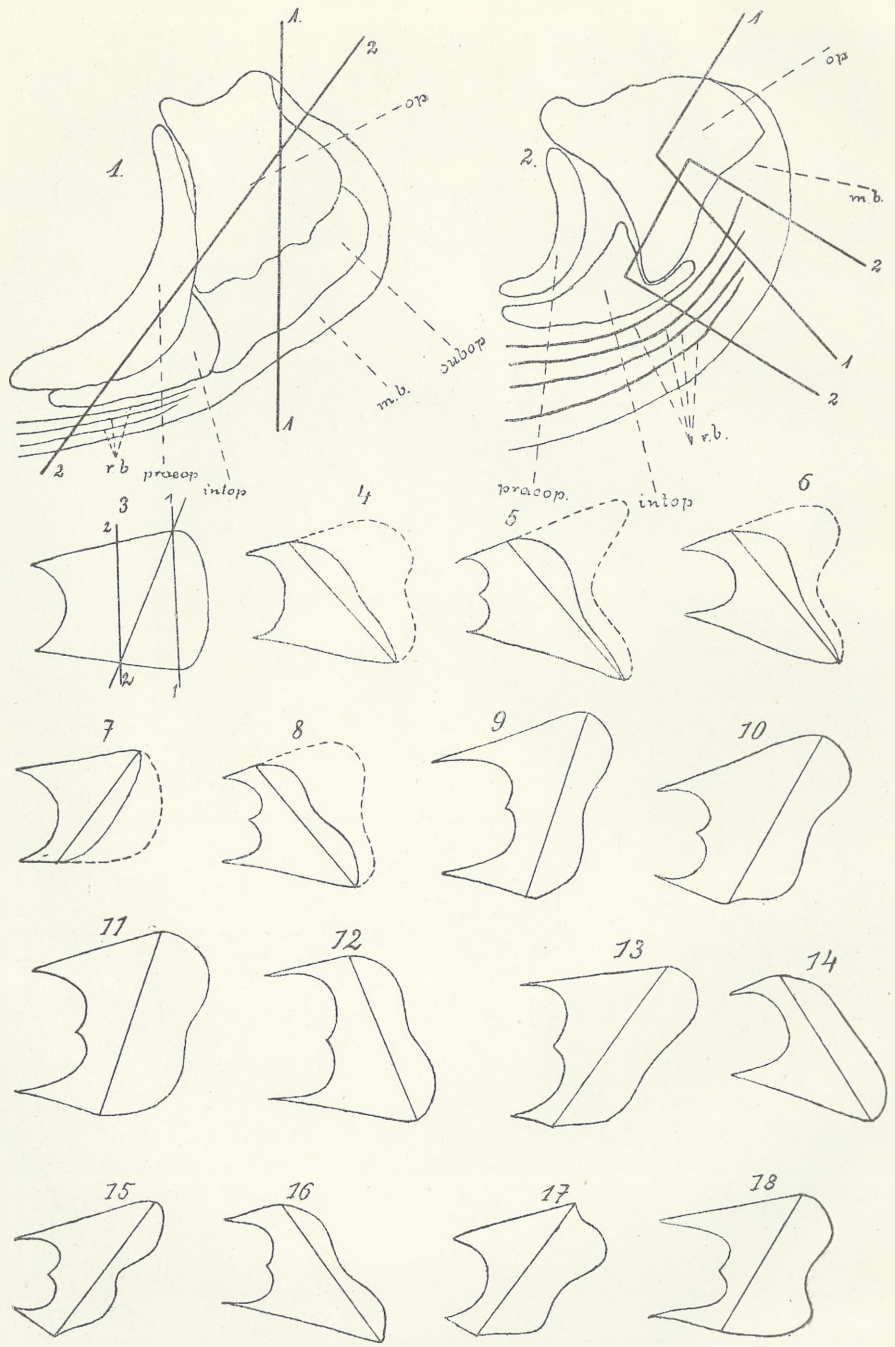
Zakład Ekologii Biblioteka P. A. N.

INSTYTUT BIOLOGII DOŚWIADCZALNEJ P.A.N. BIBLIOTEKA

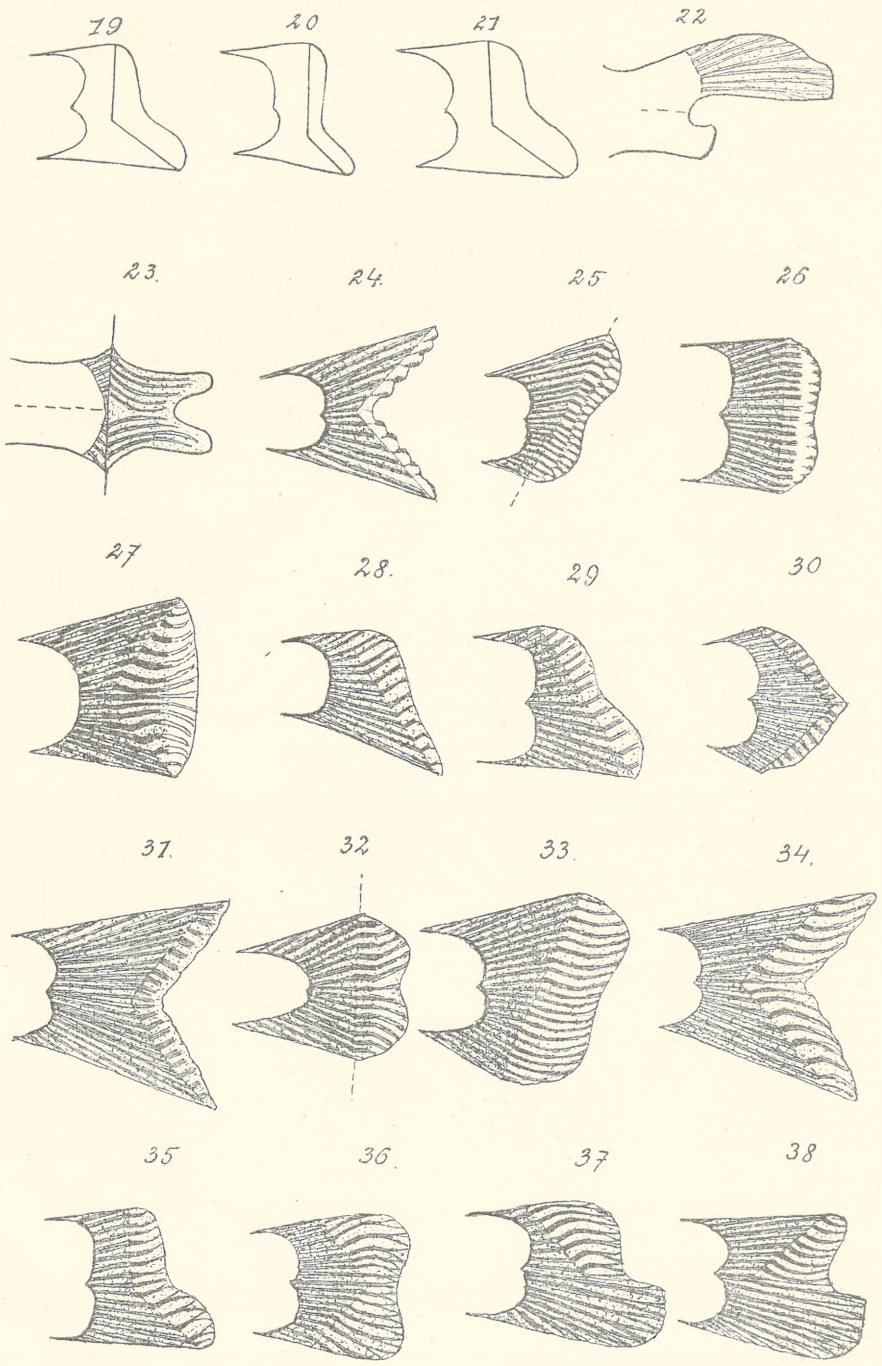
rcin.org.pl

Zakład Ekologii
Biblioteka
P. A. N.

rcin.org.pl



C. Beigel.



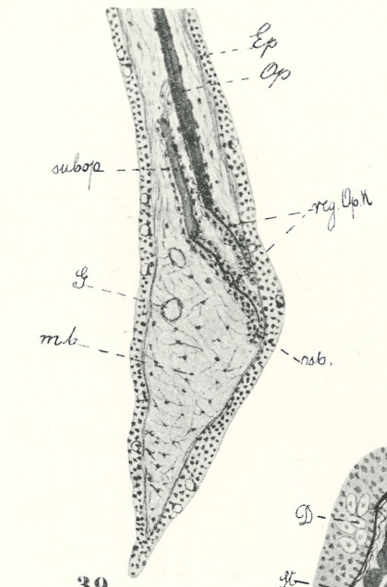
rcin.org.pl

Zakład Ekologii
Biblioteka
P. A. N.

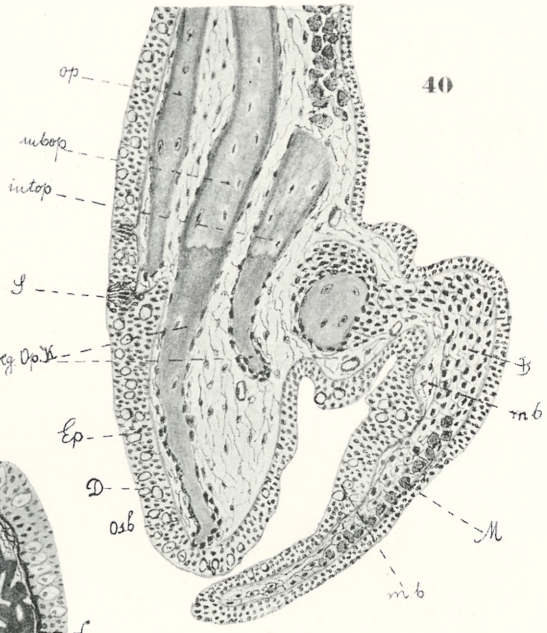
rcin.org.pl

Zakład Ekologii
Biblioteka
P. A. N.

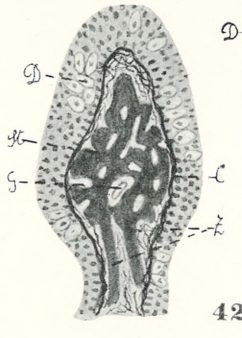
rcin.org.pl



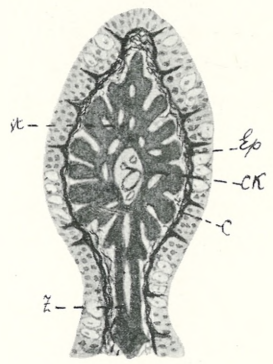
39



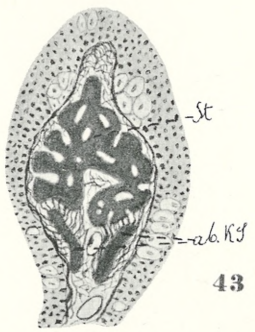
40



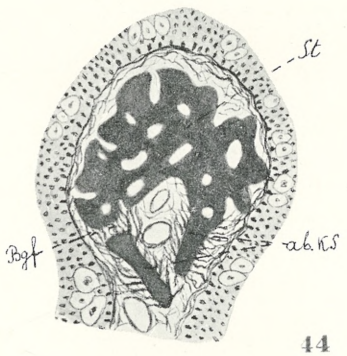
42



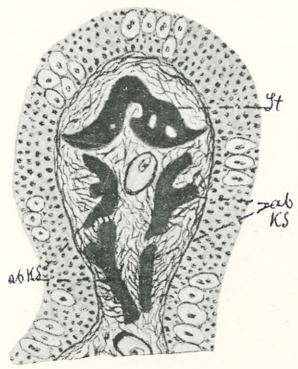
41



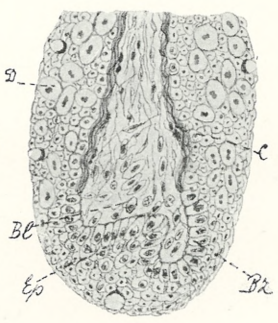
43



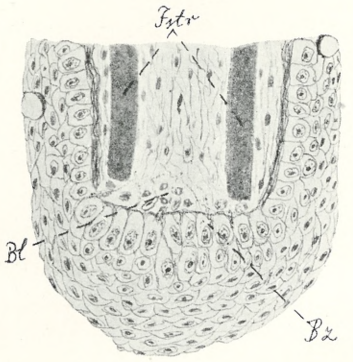
44



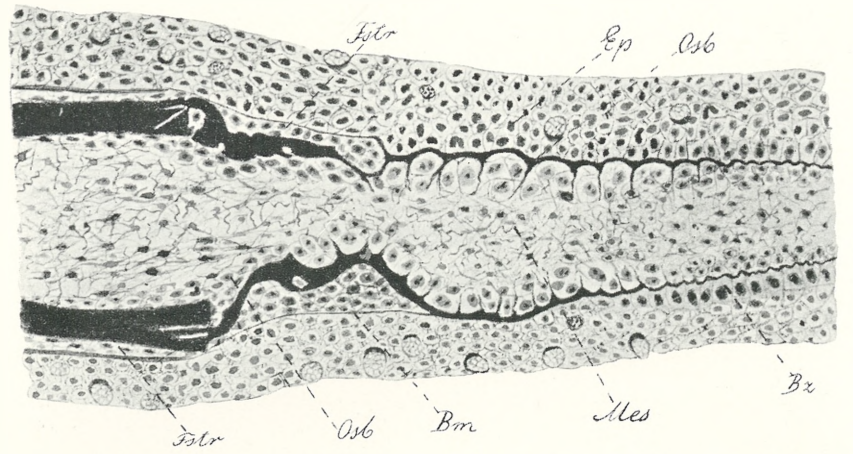
45



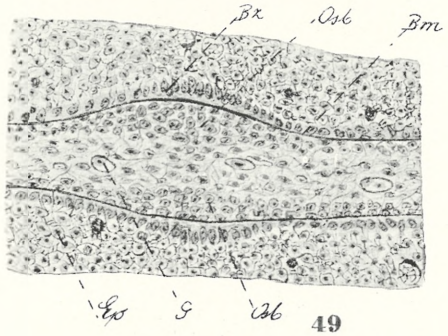
47



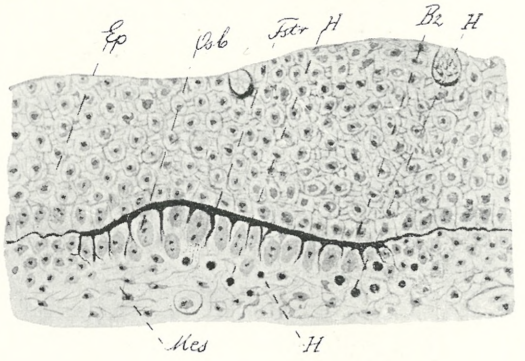
46



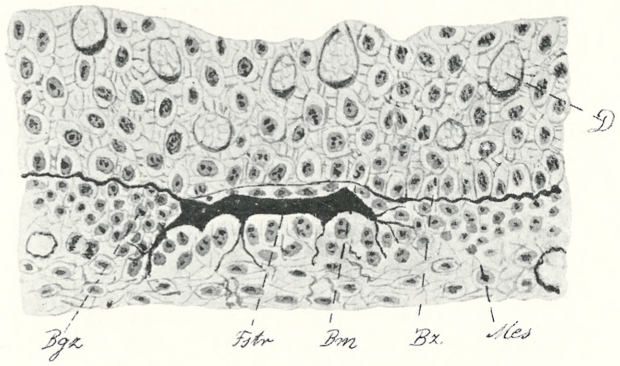
48



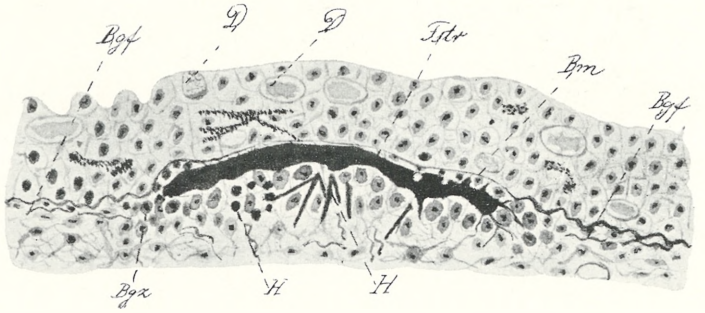
49



50



51



52

C. Beigel.

rcin.org.pl

Biblioteka
P. A. N.
PAŃSTWOWE
MUZEUM ZOOLOGICZNE
BIBLIOTEKA
rcin.org.pl